

UNIVERSIDAD NACIONAL DE TUCUMÁN



FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES E INSTITUTO MIGUEL LILLO



La Evolución de la Mano de Squamata: Perspectivas Ecológicas y Funcionales

Tesista: Lic. Gabriela Fontanarrosa

Tesis presentada para optar al Título de Doctora en Ciencias Biológicas

Directora: Dra. Virginia Abdala

Director Asociado: Dr. Norberto P. Giannini

San Miguel de Tucumán, Argentina

Año 2017

Comisión de Supervisión

Dra. Adriana Manzano

Dr. Ezequiel Aráoz

Contenido

Contenido	1
AGRADECIMIENTOS	5
Resumen	8
Abstract	10
Organización General de esta Tesis	12
Referencias Internas	15
Índice de Figuras	16
Índice de Tablas	19
Objetivos	20
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	21
Resumen	22
La mano: Breve reseña sobre su origen, su estructura, su evolución y sus implicancias ecológicas.....	23
El caso de estudio: Squamata en general y lagartijas en particular	27
Origen y Evolución de la prensilidad	30
Demandas ambientales del eco-espacio arbóreo	32
Procesos y patrones micro y macroevolutivos en la relación forma- función-ambiente.	32
Patrones Macroevolutivos (Fig. 0.4).....	36
CAPÍTULO 1	39
<i>Forma. Morfología de Huesos y Articulaciones de la Mano en Squamata</i>	39
Resumen	40
Introducción	42
Osteología general.....	42
Artrología	42
Sesamoides	45
Túnel Carpiano	48
Materiales y Métodos.....	49
Adquisición de datos	49
Análisis de datos	55
Resultados	57
Osteología y artrología	57

Carpó	57
Metacarpó	65
Falanges.....	74
Túnel carpiano	91
El Hueso Pisiforme en Squamata (Fig. 1.17. A-B). El hueso pisiforme corresponde a un sesamoide embebido en virtud de estar incluido en el tendón flexor del extensor carpi ulnaris (Fig. 1.17.A-B). Tiene una frecuencia de 100% estando presente en todos los especímenes considerados en esta tesis, aún en los taxa con manos altamente modificadas en las que se pierden elementos carpales, metacarpales y digitales.....	95
Discusión.....	118
CAPÍTULO 2	130
<i>Función. La función prensilidad y sus características en Squamata</i>	<i>130</i>
Resumen	131
La Prensilidad.....	132
Definiciones de Prensilidad	134
Taxonomía de la prensilidad manual.....	149
CAPÍTULO 3	160
Uso Diferencial de Prensiones en Lagartijas del Género <i>Norops</i> . Experiencia piloto en la Estación Biológica “La Selva” (Heredia, Costa Rica).....	160
Resumen	161
Introducción	162
Materiales y métodos.....	166
Ejemplares.....	166
Toma de datos.....	168
Análisis de datos	168
Resultados	170
Versatilidad en el Uso de Prensiones	171
Discusión.....	172
CAPÍTULO 4	175
<i>Relación Forma- Función- Ambiente e Historia Evolutiva</i>	<i>175</i>
Resumen	176
Introducción	178
Relación Función-Facultad- Rol biológico	178
Relación Función -Ambiente: Prensilidad y Eco-espacio arbóreo	180

Relación Forma-Función: Patrones Morfológicos Asociados a la Función Prensilidad	180
Origen de la prensilidad.....	181
Material es y Métodos.....	184
Adquisición de datos.....	184
Análisis de datos	188
Reconstrucción de Estados Ancestrales	190
Resultados	192
Función	192
Modelos Lineales Generalizados: Forma -Función	199
Reconstrucción de estados ancestrales	202
Discusión.....	212
CAPÍTULO 5.....	220
<i>La mano de una Lagartija Fósil Preservada en Ámbar por 100 Millones de Años</i>	<i>220</i>
Resumen	221
Introducción	222
Material es y métodos.....	225
Resultados	228
Análisis Morfométricos: Similitudes entre MCZ R-190835 y clados actuales.....	235
Morfología General de la Mano Comparada	245
Discusión.....	247
CAPÍTULO 6.....	252
<i>La mano como fuente de evidencia de estrategias de supervivencia luego de la extinción Permo-Triásico.</i>	
<i>Osteología de la mano de un grupo de sinápsidos fósiles, los terápsidos, con énfasis en un nuevo</i>	
<i>especimen proveniente del Karoo (Sudáfrica).</i>	<i>252</i>
Resumen	254
Introducción	255
Material es y Métodos.....	258
Muestra	258
Toma de Datos	259
Análisis de datos	260
Resultados	262
Descripción de la mano del espécimen AM 3677 (Tetracynodon sp.)	262

Comparación entre el espécimen AM 3677 con la mano del holotipo de <i>Tetracynodon darti</i>	265
Patrones de arreglo espacial: líneas carpo-metacarpal y metacarpo falangeal	265
Datos morfométricos: Comparaciones intrínsecas de un hueso	267
Datos morfométricos: Comparaciones intrínseca de las longitudes de las distintas piezas en un rayo	268
Comparaciones Intrínsecas de las Regiones de la Mano	269
El esqueleto de la mano como un todo: El morfoespacio de manos de Terocéfalos	273
Discusión	276
CONCLUSIONES GENERALES	284
GLOSARIO	287
Publicaciones Asociadas a esta Tesis	296
LITERATURA CITADA	297

AGRADECIMIENTOS

A Virginia Abdala por el tiempo generosamente dedicado, por el estímulo constante, por la confianza, por su compromiso y por el ejemplo brindado a diario en todos estos años.

A Ezequiel Aráoz por el tiempo invertido y sus valiosas sugerencias que mejoraron notablemente este trabajo.

A Norberto Giannini y Adriana Manzano que enriquecieron mi trabajo con sus sugerencias.

A los miembros del Jurado, Norma Nasif, Ricardo “Ueso” Monteo y Julia Desojo, que dedicaron mucho tiempo leyendo minuciosamente esta tesis y señalaron aspectos que permitieron mejorar notablemente el resultado final del manuscrito.

A las Instituciones Educativas Públicas que me formaron en todo mi trayecto.

Al CONICET por la beca doctoral que me permitió la dedicación exclusiva a esta Tesis.

Al Instituto de Biodiversidad Neotropical - Conicet- Facultad de Ciencias Naturales por brindar el ambiente de trabajo y la contención diaria.

Al Instituto de Herpetología de la Fundación Miguel Lillo por brindarme el ambiente de trabajo en la etapa inicial de esta tesis.

A la Secretaría de Post-Grado de la Facultad. A Fernanda Saavedra, Carlos Benó, Pablo Sesma y a todo su equipo por la labor diaria.

A Mariana Aráoz por ayuda y la información recibida.

A Sonia Kretzschmar y Marta Cánepa y a la Colección Biológicas del Instituto de Herpetología de la Fundación Miguel Lillo.

A Fernando Lobo y a la Colección Biológicas de la IBIGEO - Conicet Salta.

A Soledad Palomas y a la Colección Biológicas de la Universidad Nacional del Litoral- Sede Corrientes.

A Marta Patricia Martínez Pinilla y a la Colección Biológicas de la Universidad Industrial de Santander- Bucaramanga, Colombia.

A Julio Mario Hoyos y a la Colección Biológicas de la Universidad Javeriana- Bogotá, Colombia.

A Bruce Rubidge y a la Colección Paleontológica del Evolutionary Center. Witwatersrand University. Johannesburgo, Sudáfrica.

Al Museum Comparative Zoology at Harvard y su Director James Hanken por dar acceso al ejemplar fósil MZC-190835.

A Fernando “Viuti” Abdala por las enseñanzas sobre paleontología, por la generosidad y por la confianza.

A la National Research Foundation, NRF, Sudáfrica por financiar mi viaje a Sudáfrica.

A la Organización para los Estudio Tropicales- OET- Costa Rica por la beca parcial otorgada para la realización de curso “Ecología y Conservación Tropical” oportunidad en la que pude realizar observaciones de campo y laboratorio en lagartijas tropicales.

A todos aquellos que me alojaron en sus casas y gabinetes en estos años: A Viuti Abdala y Lucinda Blackwell. A Soledad Valdecantos; Linda Fernández, Alejandra Paz, Matías Quipildor y a Miriam y Sebastián Quinteros. A Tiki Tedesco. A Julio Mario Hoyos; Angélica Arenas y a su familia. A Adriana Jerez y su mamá. A Florencia Vera Candiotti. A mis amigas Carmen Cabezas y Eloísa Luján.

A Florencia Vera Candiotti, Daniel Dos Santos; Laura Ponssa, Cecilia Robles, María José Tulli; Ricardo “Ueso” Montero y a Monique Halloy por ideas, sugerencias, ayudas y apoyo.

A Susanna Kümmell, Rob Gess, Juan Daza por el aprendizaje resultante del trabajo en colaboración.

A los editores y revisores de los trabajos asociados a esta tesis que colaboraron al enriquecimiento de este trabajo y de mi formación.

A David Grimaldi, Rob Suisted, Rafael Balestrin, Kerri Magurk, Anthony Herrell, Marcos Paz y Rodrigo Aráoz que me permitieron usar sus fotografías. Al Doctor D.A Neumann quien me permitió modificar su figura 730 de la segunda edición de su libro “Kinesiology of the musculoskeletal system”.

A mis compañeros del 2do piso Anita Duport Bru; Jimena Grosso; Yiyi Medina; Jéssica Fratani, Natalín, Vivi, Loló, Analuz, Salvador, Marcos y Noelia.

A mis compañeros del IBN Edgardo Pero, Guillermo Hankel, Carolina Nieto, Verónica Manzo, Paula Alexandra Buitrago, Lourdes Gultemirian, Silvana Gallegos, Martín Belmonte, Sebastián Albanesi, Luciana Cristobal, Celina Reynaga, Paola Rueda, Eduardo Domínguez, Gabriela Cuezco y Carlos Cultid.

A Michel Halloy por su amistad y sus por clases de inglés que sin duda me ayudaron a transitar mejor la labor académica.

A Mario Ruiz Monachesi por los consejos, sugerencias, charlas biológicas y no tanto.

A Jorge Caram por su amistad, por las charlas y por sus aportes concretos a esta tesis desde la física.

A Pichi, Dana, Vivi, Julia, Noe, Lore, Ceci, Rita y Michel por el espacio de creamos con Voces Cantalma.

A mis amigos del Lillo por compartir la vocación y amor por la biología: A Sofía, Mayra, Vanesa, Mariana, Ale, Anita, Daniela, Rita, Colo, Laura, Chechu, Juli, Gopo, Alvaro, Analía y Pepe.

A Diego y a Sole.

A la Cande y a la Bicho, y la Selva por su amistad y apoyo.

A Titi Vera por su amistad, su compañerismo, por la ayuda constante durante el transcurso de la tesis.

A mis hermanas Celina e Isabel; a mis viejos; Tato y Beatriz, que me incentivaron desde la niñez a estudiar biología; a mi prima Jimena; a mi abuela Icha; a Ludmila, Luciano, Clementina, Emilia y Martina; a Carlos: a quienes espero que mi gratitud se demuestre cotidianamente.

Resumen

La mano surgió en el Devónico Tardío en el contribuyendo a la transición de los vertebrados al ambiente terrestre. Su esqueleto comprende al carpo, metacarpo y a la serie de falanges de cada dedo, además de diversos huesos sesamoides asociados. Por estar especialmente vinculadas al ambiente, las manos de Tetrapoda han experimentado importantes variaciones adaptativas, siendo la prensilidad una de las funciones que han surgido en todos los grande grupos que incluye este clado. Aquí se definió prensilidad como *el rol mecánico de un sistema en el que dos o más piezas o partes de él, ejercen fuerzas perpendiculares al objeto que es agarrado. Las fuerzas se oponen en sentido y presentan módulos tales que se anulan entre sí, de manera que no se produce desplazamiento o rotación del objeto ni de la estructura prensil, generándose una situación mecánica estática.*

En Squamata, la prensilidad manual surgió en diversas familias en asociación a la vida arbórea. Los Squamata son reptiles pequeños y medianos que incluyen a lagartijas, anfisbenas y serpientes vivientes junto a varios grupos fósiles. Por su diversidad morfológica y ecológica resultan ideales para estudios macroevolutivos.

En este trabajo se estudió la osteología de la mano de Squamata y su relación con la prensilidad. La mano de Squamata presenta una gran complejidad por el número piezas, sus morfologías y sus articulaciones. Se clasificaron y describieron ocho maneras en que las lagartijas ejercen prensilidad manual -prensiones-. En este contexto se destacan las hendiduras interdigitales que típicamente alojan al objeto agarrado. Se estudió el uso de las distintas prensiones en lagartijas del género *Norops* y se observó que sus frecuencias varían en un mismo individuo y en distintas especies. Se encontró que la mano de Squamata ha desarrollado al menos tres patrones morfológicos asociados a la prensilidad. Los resultados aquí presentados sugieren que la arborealidad antecedió a la prensilidad en la historia evolutiva de Squamata.

Adicionalmente, se indagaron las afinidades morfológicas de una mano de lagartija fósil de 100 Ma preservada en ámbar. Desde un abordaje morfométrico, la mano fósil resultó similar a representantes de los clados Scincomorpha y Gekkota. Sin embargo características cualitativas preservadas en el espécimen fósil, elementos parafalangeales y almohadillas adhesivas subdigitales, sugieren que podría pertenecer al clado Gekkota. Algunas de sus características (proporciones de las falanges, forma de la uña y la presencia de presuntos elementos parafalangeales) permiten inferir que ésta mano fósil perteneció a una lagartija de hábitos arbóreos.

Finalmente, se describió, comparó y analizó una mano de *Tetracynodon* sp. del Triásico temprano de Sudáfrica en el contexto de las variación morfológica en terocéfalos. Se incluyeron 12 géneros del Pérmico-Triásico. Se encontró que formas pérmicas y triásicas ocupan regiones diferentes en el morfoespacio. Características de las falanges sugieren que *Tetracynodon* era cavador. Esto apoya la idea de de la fosorialidad como estrategia de supervivencia en la extinción del pérmico dado que *Tetracynodon* representa uno de los pocos géneros pérmicos que sobrevivieron a tal evento.

En conjunto, los resultados de esta tesis apoyan la idea de que la mano provee de gran cantidad de variables morfológicas sobre las que operan los procesos evolutivos generando un amplio abanico de opciones mecánicas muy variadas.

Abstract

The hand is a structure that arose in the transition of vertebrates to land environments during the Late Devonian. Its skeleton comprises the carpus, metacarpus and the series of phalanx composing each digit, in addition to various associated sesamoid bones. Due it is one of the main structures of Tetrapoda that enables physical interaction between the environment and the organism, it has undergone deep adaptive variations being grasping one of the manual functions that arose in every main tetrapod clade. Grasping is here defined as “the mechanical role of a system in which two or more pieces exerts forces that are perpendicular to the grasped object”. Manual grasping is present in several squamates families related to arboreality. Squamata includes extant lizards, amphisbaenas and snakes in addition to several fossil taxa. Their morphological and ecological diversity make them an ideal study case of macroevolution.

In this work the squamatan hand skeleton is addressed in relation to grasping function. The hand structure reveals a great degree of complexity due it pieces number, morphology and joints. Eight types of grasps were described and, interdigital clefts, where the grasped object is hold, resulted of relevance.

The use of the different grasp types in lizards of the genus *Norops* was studied. Their frequencies vary both in the same individual and between different species. It was found that the Squamata hand has developed at least three morphological patterns associated with grasping. The results presented here suggest that arboreality preceded grasping in the evolutionary history of Squamata.

In addition, applying the dataset performed with extant lizard hands, the morphological affinities of a 100-million-year-old fossil lizard preserved in amber were investigated and similarities were found between it and representatives of Gekkota and Scincomorpha. This specimen reveals a series of characteristics that indicate arboreal habits among which are proportions of the phalanges, nail shape and the presence of putative paraphalangeal elements.

Finally, a hand of *Tetracynodon* sp. of the early Triassic of South Africa is described, compared and analyzed in the context of morphological variation of terocephalian species. Twelve genera of Permian-Triassic were included. Permian and Triassic forms occupy different regions in the morphospace. Strong and long ungual phalanges on two consecutive digits, broad basal phalanges,

and short non-ungueal phalanges, suggest that *Tetracynodon* was a digger animal. This supports the idea of fossoriality as a survival strategy in the Permian extinction since *Tetracynodon* represents one of the few Permian genera that survived such an event.

These results support the idea that the hand provides a large number of morphological variables to evolutionary processes to operate on, allowing the generation of a wide range of mechanical options.

Organización General de esta Tesis

La estructura de esta tesis incluye una introducción general seguida de seis capítulos, más una sección final de conclusiones generales. Con el fin de proveer al lector de una guía de consulta acerca de la organización de esta tesis, se describen a continuación brevemente los contenidos de cada sección.

Introducción

En esta sección se aborda el origen y evolución de la mano en los tetrápodos. Se aborda también la temática del origen y evolución de los Squamata que son el grupo de estudio principal de esta tesis. Luego se mencionan brevemente algunos conceptos relacionados con el rol mecánico prensilidad y se plantea qué se conoce al respecto en lagartijas. Dada la asociación de la prensilidad con la arborealidad, se mencionan algunos aspectos sobre las demandas que ejerce el ambiente arbóreo sobre los organismos que lo ocupan.

Finalmente se desarrolla el marco teórico más general de la teoría evolutiva en donde se identifican aquellos aspectos en los que esta tesis se enmarca. En esta última parte se distingue entre los procesos micro-evolutivos que dan origen a los patrones macro-evolutivos que fueron usados como la fuente de información en el abordaje del estudio de la evolución de la mano en Squamata.

Capítulo 1. Forma. Morfología de Huesos y Articulaciones de la Mano en Squamata.

En este capítulo se describen y analizan la morfología ósea de la mano y sus articulaciones. Se describen las características típicas del carpo, metacarpo y falanges de los Squamata. Adicionalmente se presentan descripciones de representantes de Chamaeleonidae, Bipedidae y Gymnophthalmidae, por ser estos, grupos con manos muy especializadas con grandes diferencias respecto a la forma generalizada de Squamata. Se describe la conformación del túnel carpiano en lagartijas. Se presentan algunos abordajes morfométricos y relaciones de proporcionalidad para componentes del carpo, metacarpo y falanges. Se reporta una indagación exhaustiva de las formulas falangeales en los Squamata. Se describen los principales sesamoides asociados a la mano y se indaga sobre las frecuencias en que estos ocurren.

Se presentan aquí abordajes cualitativos y cuantitativos que intentan reflejar los aspectos básicos de la morfología de la mano de Squamata, con sus características más conspicuas, algunas de ellas especialmente variables y algunas con algún indicio de asociación con la prensilidad. En suma se pretende sentar las bases anatómicas necesarias para poder establecer luego cualquier tipo de inferencia morfo-funcional.

Capítulo 2. Función. La función prensilidad y sus características en Squamata.

En este capítulo se conceptualiza la función prensilidad y se plantean las bases físicas en las que esta función recae. Se analizan diferentes definiciones de prensilidad propuestas en los últimos 100 años. Adicionalmente, se propone una nueva definición de prensilidad que satisfaga una serie de características que se consideraron que una definición debería reunir. Adicionalmente se clasifican maneras alternativas de ejercer prensilidad (*prensiones*) presentes en Squamata.

Capítulo 3. Uso Diferencial de Prensiones en Lagartijas del Género Norops. Experiencia piloto en la Estación Biológica “La Selva” (Heredia, Costa Rica).

En este capítulo se muestra un abordaje del estudio de las frecuencias del uso de prensiones en dos especies de lagartijas del género *Norops* (*Norops humilis* y *Norops limifrons*). El desarrollo de este proyecto se llevó a cabo la Estación Biológica “La Selva” perteneciente a la Organización para los Estudios Tropicales (Heredia, Costa Rica).

Capítulo 4. Relación Forma- Función- Ambiente e Historia Evolutiva

En base al estudio de la forma (Capítulo 1) y de la función (Capítulo 2), es posible un abordaje conceptual y estadístico que vincule a ambos aspectos y los incluya en lo que se denomina binomio forma-función. En este capítulo se aborda el estudio de la prensilidad en el marco del paradigma adaptacionista. Se plantea el estudio de la relación forma-función concretamente mediante la búsqueda de indicadores óseos de la prensilidad manual. Y por otro lado, se plantea el estudio de la relación de la función prensilidad con el ambiente en el presente. Adicionalmente, se indaga sobre los factores selectivos que habrían dado origen a la prensilidad en la historia evolutiva del clado Squamata.

Capítulo 5. La mano de una Lagartija Fósil Preservada en Ámbar por 100 Millones de Años.

En este capítulo se presenta el análisis de la mano de una lagartija fósil preservada en ámbar originario de Myanmar (Asia) en el contexto del morfoespacio de manos de las lagartijas actuales. Se evaluaron aspectos cualitativos y afinidades biométricas en de este espécimen en el contexto de los Squamata actuales.

Capítulo 6. La mano como fuente de evidencia de estrategias de supervivencia luego de la extinción Permo-Triásico. Osteología de la mano de un grupo de sinápsidos fósiles, los terápsidos, con énfasis en un nuevo espécimen proveniente del Karoo (Sudáfrica)

En este capítulo se presenta la descripción de la mano de un terocéfalo particularmente bien preservada de *Tetracynodon* sp. Se establecieron comparaciones cualitativas y cuantitativas. Se tuvieron en cuenta las variables equivalentes a las usadas en los análisis presentados para Squamata. Se discuten aspectos de funcionales emergentes de los indicadores de la osteología de la mano.

Conclusiones generales

En esta sección se remarcán los principales aportes de este trabajo en conjunto.

Referencias Internas

Glosario

Al final de la tesis se incluye un glosario de algunos de los términos relevantes para el entendimiento de esta tesis. La primera vez que se menciona a los términos en el texto, éstos están remarcados en negrita.

Numeración de tablas y figuras

Las figuras y tablas están enumerados por capítulo (primer término) y anidado en este el orden de aparición dentro del capítulo (segundo término). En referencia a la introducción general el primer término de la notación es el 0. Las enumeraciones para las categorías de figuras y tablas son independientes entre sí (es decir el segundo término de la notación). Por ejemplo: la Fig. 0.2 es la segunda figura de la introducción general; la Fig. 2.1 es la primera figura del capítulo dos; y la Tabla 2.1 es la primera tabla del capítulo 2.

Índice de Figuras

Introducción

Fig. 0.1: Esquema de la mano: Regiones y piezas.

Fig. 0.2: Prensilidad vs. no - Prensilidad

Fig. 0.3: Proceso micro-evolutivos.

Fig. 0.4: Patrones Macroevolutivos

Capítulo 1

Fig. 1.1: El esquema representa el carpo en vista ventral de un Squamata típico.

Fig. 1.2: Procesos radiales comparados.

Fig. 1.3: Proceso dorsal del Ulnar.

Fig. 1.4: Sesamoide Palmar en el Contexto del Carpo.

Fig. 1.5: Líneas Carpo-metacarpo y Metacarpo-falangeal.

Fig. 1.6: Gráficos de Caja del Índice del Hueso Central por Familia.

Fig. 1.7: Huesos Centrales Comparados.

Fig. 1.8: Anatomía General del Metacarpo. *Liolaemus multicolor* (FML 1539-6).

Fig. 1.9: Articulaciones Carpo-Metacarpo.

Fig. 1.10: Articulaciones Metacarpo-falangeales.

Fig. 1.11: Proporciones entre Metacarpales e Índice Metacarpal.

Fig. 1.12: Ángulo de divergencia entre los dedos I y V por familia.

Fig. 1.13: Morfología General de las Falange y Articulaciones Interfalangeales.

Fig. 1.14: Proporción de la Longitud de cada Falange del Dedo IV respecto de su Longitud Total, Exceptuando la falange ungueal.

Fig. 1.15: Taxa Especializados.

Fig. 1.16: Sesamoides axial.

Fig. 1.17: Hueso pisiforme

Fig. 1.18: Variación Morfológica del Sesamoide Palmar.

Fig. 1.19: Repliegue del Sesamoide Palmar

Fig. 1.20: Sesamoides ventrales de los metacarpales SMC

Fig. 1.21: Sesamoides dorsales de los dígitos.

Capítulo 2

Fig. 2.1: Prensilidad Ejercida por Diversos Dispositivos: trompas, lenguas, manos, zarcillos

Fig. 2.2: Prensilidad. Esquema de *Nautilinus* sp. reflejando los aspectos a considerar en prensilidad.

Fig. 2.3: Coordenadas de la mano.

Fig. 2.4: Oponibilidad en la mano.

Fig. 2.5: Prensiones de potencia que involucran la palma.

Fig. 2.6: Prensiones de potencia que involucran solo a los dígitos.

Fig. 2.7: Prensiones intermedias que involucran las facetas laterales de los dedos

Capítulo 3

Fig. 3.1: Ángulo de divergencia de los dedos de la mano en *A. limifrons* y *A. humilis*

Fig. 3.2: Foto terrario.

Fig. 3.3: Mapa Estación la Selva

Fig. 3.4: *Norops humilis* ejecutando cinco tipos de prensiones diferentes.

Fig. 3.5: Frecuencias absolutas de uso de diversos agarres en *Norops humilis* y en *Norops limifrons*.

Fig. 3.6: Versatilidad promedio ejercida por *Norops humilis* y por *Norops limifrons*.

Capítulo 4

Fig. 4.1: Variables retenidas en los GLMs.

Fig. 4.2: Historia evolutiva del ancho del hueso central.

Fig. 4.3: Historia evolutiva de la longitud próximo-distal del sesamoide palmar.

Fig. 4.4: Historia evolutiva del Ancho del Primer Metacarpal.

Fig. 4.5: Historia evolutiva del Ángulo de Divergencia entre los Metacarpales I a V.

Fig. 4.6: Historia Evolutiva de la Longitud de la Primera Falange del Dedo V.

Fig. 4.7: Historia Evolutiva del Ancho de la Cuarta Falange del Dedo IV.

Fig. 4.8: Historia Evolutiva de la Arborealidad y de la Prensilidad.

Fig. 4.9: Hueso Central como Pieza Clave en el Carpo.

Capítulo 5

Fig. 5.1: Morfología Externa del Ejemplar MCZ R-190835, vista ventral

Fig. 5.2: Presentación del Ejemplar Fósil MCZ R-190835 A. μ Ct de la mano en vista dorsal. B. esquema fósil (MCZ R-190835).

Fig. 5.3: Túnel Carpiano. Imagen ampliada de la región ventral del carpo y parte del metacarpo de MCZ R-190835.

Fig. 5.4: Gráfico de líneas de las proporciones entre metacarpales de (MCZ R-190835) e índice metacarpal.

Fig. 5.5: Parafalanges Putativas en Mano Fósil y parafalanges de un Gekkonidae actuales.

Fig. 5.6: LDA: Primera etapa. Squamata con proyección del fósil (MCZ R-190835).

Fig. 5.7: LDA: Segunda etapa. Gekkota y Scincomorpha con proyección del fósil (MCZ R-190835).

Fig. 5.8: LDA: Tercera etapa. Gekkota A Variables metacarpales y digitales con proyección del fósil (MCZ R-190835). B. Variables carpales, metacarpales y digitales.

Fig. 5.9: Morfología General de la Mano Comparada. A. Geckos portadores de almohadillas adhesivas. B. Escíncidos.

Capítulo 6

Fig. 6.1: Esquema general sobre los diversos criterios de análisis abordados. A-D.

Fig. 6.2: *Tetracynodon* AM 3677.

Fig. 6.3: Esquema de las líneas carpo-metacarpal y metacarpo-falangeal en diferentes Terápsidos.

Fig. 6.4: Relación intrínseca del primer carpal distal (longitud del carpal distal I / ancho del carpal distal I) de *Therocephalia*.

Fig. 6.5: Longitudes relativas del metacarpal y falange basal del rayo III.

Fig. 6.6: Longitudes absolutas en mm de cada metacarpal en géneros de *Therocephalia*.

Fig. 6.7: Relación entre las longitudes de los metacarpales IV y I.

Fig. 6.8: Relación entre las longitudes de los metacarpales III y II.

Fig. 6.9: Morfoespacio de la mano de *Therocephalia* construido a partir de un análisis de componentes principales (PCA).

Índice de Tablas

Capítulo 1

Tabla 1.1: Familias consideradas

Tabla 1.2: Nomenclatura y Abreviaturas de las Piezas Carpianas.

Tabla 1.3: Equivalencias entre las Nomenclaturas de los Huesos Carpianos en Vertebrados y en Humanos.

Tabla 1.4: Formula Falangeal por Especie

Tabla 1.5: Registros del Sesamoides Axial.

Tabla 1.6: Registros del o los Sesamoide (s) Palmar(es).

Tabla 1.7: Registros de los Sesamoides de los Rayos.

Tabla 1.8: Tabla de configuraciones de parafalanges.

Capítulo 2

Tabla 2.1: Tabla de definiciones revisadas de prensilidad.

Tabla 2.2: Taxonomía de tipos de presión en Squamata.

Capítulo 4

Tabla 4.1: Variables Morfométricas por Región de la Mano.

Tabla 4.2: Familias de Squamata que exhiben prensilidad.

Tabla 4.3: Géneros Muestreados. Prensilidad y Arborealidad.

Tabla 4.4: Coeficientes de los mejores modelos encontrados.

Tabla 4.5: Aporte de cada variable original a los ejes sintéticos de los PCAs

Capítulo 5

Tabla 5.1: Breve exploración sobre la diversidad morfológica de las garras en Squamata.

Tabla 5.2: Tabla de scores en LDA de la primera etapa a nivel Squamata.

Tabla 5.3: Tabla de scores en LDA de la segunda etapa considerando Gekkota y Scincomorpha.

Capítulo 6

Tabla 6.1: Correlación (*loadings*) de cada variable original considerada en el PCA con las variables sintéticas generadas (PC1 y PC2).

Objetivos

Objetivo general

Estudiar la mano de los Squamata considerando la relación entre la morfología, la función prensil y el ambiente, en el contexto de la evolución de este gran clado.

Objetivos específicos

1. Caracterizar la osteología de la mano de diversos linajes de los Squamata. Esto implica la descripción de sus piezas óseas, forma, arreglo espacial y tamaño.
2. Describir y analizar la artrología de la mano de los Squamata.
3. Describir las estructuras físicas de los micro-hábitats usados por los Squamata, que exhiben distintas habilidades manuales. Esto es, registrar eventos de uso de hábitat y caracterizar a los hábitats.
4. Evaluar los aportes relativos de la filogenia y la adaptación a la variabilidad morfológica existente en la estructura ósea de la mano a través del linaje de los Squamata.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Marco Teórico y Antecedentes

Resumen

La mano es una estructura que surgió en el Devónico Tardío y permitió la transición de los vertebrados al ambiente terrestre. La estructura ósea de la mano incluye al carpo, al metacarpo y a las falanges, además de incluir a diversos huesos sesamoides asociados. En Squamata la mano es típicamente pentadáctila con una fórmula falangeal 2-3-4-5-3, siendo ésta además la condición plesiomórfica para el clado.

Squamata es un grupo monofilético de reptiles pequeños y medianos que incluye a todas las lagartijas, anfisbenas y serpientes vivientes junto a varios grupos fósiles. Habitan gran variedad de ambientes y se distribuyen en todos los continentes excepto en la Antártida.

La prensilidad manual implica la capacidad de agarrar un objeto con las manos. Se ha reportado en los grandes grupos de Tetrapoda. Su origen podría estar relacionado al contexto del acceso a ambientes arbóreos o a la manipulación de presas. Los micro-hábitats arbóreos y arbustivos suponen a los tetrápodos que los habitan importantes desafíos locomotores dado que representan un sustrato discontinuo, de ancho variable y orientado en todos los ángulos posibles.

Históricamente se ha estudiado la prensilidad restringida a primates. El estudio de la prensilidad es un área muy desarrollada en antropología física y en los últimos años se ha estudiado en otros mamíferos, marsupiales, lagartijas y anuros.

Al considerar a la mano como un sistema físico integrado por un conjunto de entidades materiales entre cuyas partes existe una vinculación causal, es posible realizarse preguntas sobre sus posibilidades funcionales. En esta tesis se propone un abordaje macro-evolutivo y ecomorfológico de la estructura ósea de la mano de los Squamata en relación con la función prensil y en relación con los diferentes usos de hábitat presentes en el grupo, en un contexto filogenético.

La mano: Breve reseña sobre su origen, su estructura, su evolución y sus implicancias ecológicas

Los miembros anteriores son estructuras complejas que surgieron a finales del Devónico (385–359 millones de años atrás) dando origen al **clado** Tetrapoda (Ahlberg y Clack, 2006). Los miembros representan un componente esencial del sistema locomotor en la mayoría de los vertebrados terrestres (Wolff, 1991). Clásicamente se consideraron como una adaptación a la locomoción aéreo-terrestre (Romer, 1966), sin embargo en la actualidad se considera que la aparición del miembro tetrápodo no fue parte del proceso de invasión del ambiente terrestre, pero sí habría sido un pre-requisito para la locomoción terrestre tetrápoda. En este sentido se considera a los miembros como una **exaptación** (Coates, 1994).

El estudio de peces y tetrápodos fósiles involucrados en la transición, tanto como organismos actuales, revelan cómo la evolución del desarrollo ontogenético de las aletas de peces ancestrales dieron origen a los miembros tetrápodos (Coates, 1994, 1995; Daeschler *et al.*, 2006; Coates y Ruta, 2007). Su región proximal encuentra homólogos en el esqueleto de los miembros pares de los peces sarcopterígos (peces de aletas lobuladas). El origen de los dedos, que junto a la muñeca representan una de las características más notables de los tetrápodos (Shubin *et al.*, 2006; Boisvert *et al.*, 2008), es actualmente muy debatido. Estos han sido considerados tanto como novedades evolutivas (Tabin, 1992; Shubin *et al.*, 1997) carentes de equivalentes directos en las aletas de los sarcopterígos o como un derivado de radiales distales que sí habrían estado presentes en todos los sarcopterígos (Boisvert *et al.*, 2008). El surgimiento de los miembros se incluye en un conjunto de transformaciones en la evolución biológica e implicó un conjunto de adaptaciones estructurales y funcionales a la locomoción en los márgenes de ecosistemas acuáticos y ambientes terrestres; como así también implicó cambios en la respiración y audición (Ahlberg y Clack, 2006; Shubin *et al.*, 2006). El patrón primitivo a partir del cual el miembro tetrápodo (o **quiridio**) derivó se interpretó principalmente en base a *Tiktaalik roseae*, un pez sarcopterígo del devónico tardío considerado como miembro del grupo hermano Tetrapoda (Shubin *et al.*, 2006).

La **mano** es un dispositivo articulado que está ubicado en la porción distal del miembro anterior. Se la puede considerar como un **sistema físico**, es decir un conjunto de entidades materiales entre cuyas partes existe una vinculación o interacción de tipo causal. Así en este caso una serie de piezas -los huesos-, por disponerse un modo particular, permiten un determinado resultado funcional.

En este sentido podemos conceptualizarla como un núcleo central rígido con apéndices adosados móviles (Ranney, 1995). Bajo esta idea es posible realizar un estudio morfológico de las estructuras que componen la mano en relación a sus capacidades de movimiento, es decir su **función**.

Como extensión del brazo, la mano, provee mecanismos para interactuar de manera compleja con el ambiente (Iberall *et al.*, 1986). Al representar una vinculación directa con diferentes superficies durante la locomoción, la dimensión ecológica de la mano se ve acentuada respecto al resto del miembro (Irschick *et al.*, 1996, Zaaf y Van Damme, 2001; Rothier *et al.*, 2017). La diversificación morfológica de la mano y **procesos** de colonización de ambientes estructuralmente diversos están íntimamente asociados. Ejemplos emblemáticos de esto son la colonización del medio terrestre, del eco-espacio arbóreo, el uso del aire como sustentación del vuelo y la re-colonización del ambiente acuático, todos los cuales dan cuenta de la relevancia ecológica de la mano en la historia evolutiva de los Tetrápodos (Kardong, 2007; Carroll y Holmes, 2007; Shapiro *et al.*, 2007; Polly, 2007; Gates y Middleton, 2007, Shubin *et al.*, 2009; Sustaita *et al.*, 2013; Rothier *et al.*, 2017). Dado que en estos contextos la mano es usada en numerosas actividades de manipulación y locomoción, es posible encontrar en ella muchos rasgos interpretados como adaptaciones funcionales (Pouydebat *et al.*, 2008).

Anatómicamente, representa una estructura dorso-ventralmente aplanada con raras excepciones como sucede en los Camaleones (Díaz y Trainor, 2015). La estructura ósea de la mano se encuentra regionalizada y comprende, desde la zona proximal a la distal, los huesos carpales (9), los metacarpales (5) y las series de falanges que integran cada dedo, además de diversos huesos **sesamoides** asociados (Flower, 1885; Romer, 1956; Renous-Lécuru, 1973; Kardong, 2007, Jerez *et al.*, 2009, Ponssa *et al.*, 2010).

Los carpales constituyen la “muñeca” y representan la región más compleja de la mano por sus múltiples piezas y el arreglo espacial de las mismas. El registro más antiguo de esta región anatómica corresponde a *Tiktaalik roseae* (Daeschler *et al.*, 2006). Los metacarpales, como así también los dedos son designados numéricamente del 1 al 5 comenzando desde la región radial de la mano. Los cinco metacarpales son anatómicamente semejantes entre sí. Los dedos son las porciones más distales de los miembros de los tetrápodos. Se encuentran individualizados y están sostenidos esqueléticamente por las falanges. En los primeros Tetrapoda, las manos poseían entre seis y ocho dedos (**polidactilia**) (Coates y Clack, 1991). Posteriormente se estableció la condición **pentadáctila**, que se conserva en la mayoría de los grupos y parece estar sujeta a fuertes **restricciones de desarrollo** (Tabin, 1992). En

una mano tetrápoda típica, los cinco dedos están separados entre sí por las **hendiduras interdigitales**, lo que les permite cierta independencia de movimiento. En la gran mayoría de los Tetrapoda el desarrollo de la mano sigue patrones similares que implican la **segmentación**, **bifurcación** y el surgimiento *de novo* en el primordio del **autopodio** en la vida embrionaria. El desarrollo del miembro basado en la morfogénesis de los cartílagos pudo ser esquematizado para reptiles (Shubin y Alberch, 1986) y más particularmente para **lagartijas** (Fabrezi *et al.*, 2007). El esquema se basa en las conexiones espaciales entre las condensaciones cartilaginosas durante estadios tempranos de la ontogenia del miembro. El desarrollo del miembro reptiliano es caracterizado por la diferenciación de condensación *de novo* que constituirá el húmero/fémur, que se bifurca dando lugar a la ulna/fíbula y radio/tibia. A través de condensación, bifurcación y segmentación de la ulna/fíbula se produce la formación de los cartílagos del llamado eje primario en una secuencia próximo-distal. A partir del eje primario se forman el arco digital, el intermedio y los centrales (Shubin y Alberch, 1986, figura 12). El miembro de las lagartijas muestra un patrón de desarrollo temprano común a reptiles con un arco primario y arco digital claros. Este patrón luego se vuelve específico de lagartijas con especializaciones que involucran algunas reducciones de elementos precondrogénicos (Fabrezi *et al.*, 2007).

En la región distal del autopodio embrionario las células mesenquimáticas se configuran en una estructura en forma de paleta. La expresión diferencial de genes Hox dividen al esbozo en cinco sectores que darán origen a cada dedo (Tabin, 1992). De esta manera se define dos destinos celulares posibles del mesenquima que conforma al esbozo: la muerte celular programada genéticamente (**apoptosis**) o el desarrollo de tejidos que darán origen a los cartílagos (**condrogénesis**) y a otros tejidos del miembro. Los dígitos se separan entre sí como un resultado de la apoptosis que remueve las células entre los primordios de los dedos dando lugar a las hendiduras interdigitales o *clefts* (Hall, 2003)¹. Estos procesos del desarrollo determinarán el arreglo espacial de los dedos (i.e., su **dactilia**) en el adulto. Las hendiduras interdigitales pueden ser completas, como en casi todas las **lagartijas**, incompletas como en las patas palmeadas de los patos o incluso estar completamente ausentes como ocurre en murciélagos (Hall, 2003). En camaleones el autopodio presenta una única hendidura

1

En Urodelos el desarrollo del miembro sigue una vía de crecimiento diferencial exclusiva de este grupo, que no supone el proceso de apoptosis (Hall, 2003).

interdigital que separa dos paquetes oponibles de dedos entre los cuales sí persiste tejido interdigital (Díaz y Trainor, 2015).

Una mano típica de Squamata incluye alrededor de 31 huesos especializados cuyo arreglo espacial establece distintos tipos de articulaciones (Fig. 0.1).

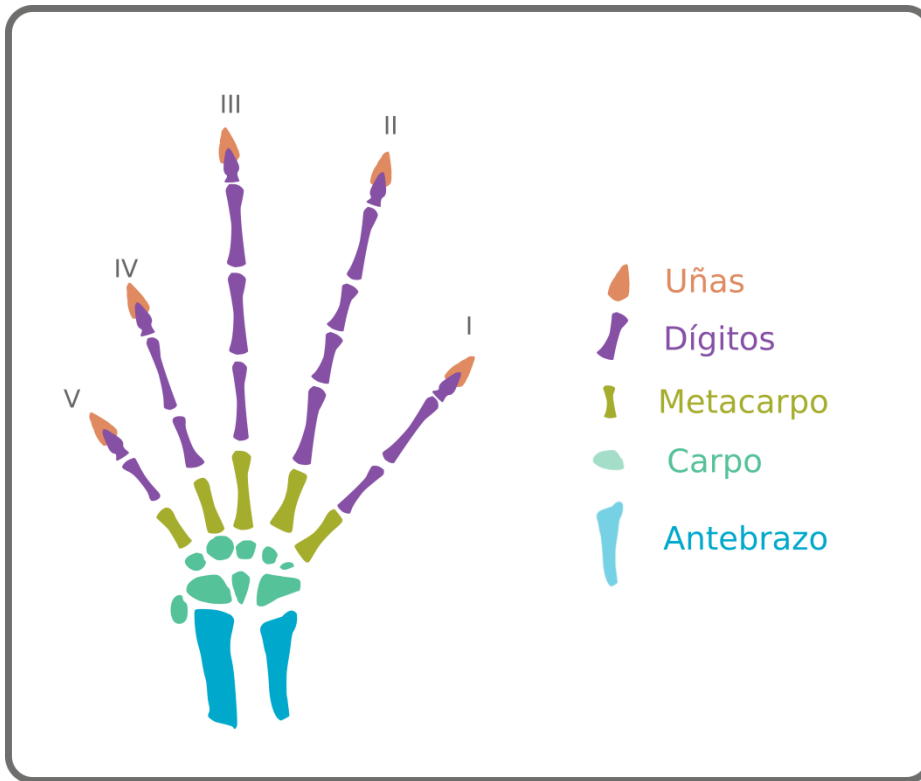


Fig. 0.1: Esquema de la mano de una Squamata típico mostrando sus regiones y su localización en el miembro anterior. **I-V:** Rayos I a V.

El caso de estudio: Squamata en general y lagartijas en particular

El Orden Squamata corresponde a un grupo de reptiles pequeños y medianos (entre 3 cm a varios metros de longitud hocico cloaca) que incluye a todas las **lagartijas**, anfisbenas y serpientes vivientes como así también a diversos taxa extintos. Hasta octubre del 2017, Peter Uetz (<http://www.reptile-database.org>) registra 10.264 especies de Squamata, con una tasa de descripción de nuevas especies que ronda las 100 por año. El clado se habría originado en el Jurásico temprano hace entre 194 a 179 millones de años (Jones *et al.*, 2013). Junto con los Rhynchocephalia (tuataras) conforman el clado Lepidosauria (Vitt y Caldwell, 2014).

Squamata conforman un grupo **monofilético**, muy bien sustentado por más de 50 características morfológicas derivadas compartidas y por numerosos caracteres moleculares (Pianka y Vitt, 2003; Conrad, 2008; Gauthier *et al.*, 2012).

Algunas **sinapomorfias** de Squamata:

- Cinésis craneal estreptostílica: Movimiento del cuadrado respecto al neurocráneo.
- Hemipenes u órganos copuladores masculinos pares.
- Diente de huevo siendo un huevo verdadero.
- Ausencia de diente vomeriano.
- Glándulas femorales y pre-anales.
- Quinto metatarsal en forma de gancho (Vitt y Caldwell, 2014).

Si bien Squamata es un grupo claramente monofilético (Gauthier *et al.*, 2012; Vitt y Caldwell, 2014), las relaciones filogenéticas dentro del clado han variado mucho en los últimos años y no están claramente resueltas (Conrad, 2008; Gauthier *et al.*, 2012; Vitt y Caldwell, 2014). Las incongruencias ocurren incluso a nivel de los grupos jerárquicamente inclusivos, los cuales difieren según datos morfológicos o datos moleculares (Pyron *et al.*, 2013; Vitt y Caldwell, 2014; Reeder *et al.*, 2015).

Históricamente se clasificaba a Squamata en dos grandes linajes: Iguania (iguanas, anoles, camaleones, agámidos y taxa asociados) y Scleroglossa (scincomorfos, anguimorfos, varánidos y anfisbenas) con base en información paleontológica, ecológica, morfológica y comportamental (Pianka y Vitt, 2003). En tal hipótesis Iguania se ubica en la base de Squamata. Sin embargo, estudios recientes (Pyron *et al.*, 2013) basados en ADN nuclear indican que Iguania se ubicaría en un clado llamado Toxicofera junto con las serpientes y anguinomorfos (incluyendo lagartos monitores,

monstruos de Gila y taxa asociados) (Vitt y Caldwell 2014; Reeder *et al.*, 2105). Esta segunda hipótesis fue apoyada recientemente por análisis de evidencia total (Reeder *et al.*, 2015). Estas nuevas perspectivas modifican la interpretación de la evolución ecológica, morfológica, comportamental y fisiológica que se formulara considerando a Iguania y Scleroglossa como grupos hermanos (Vitt y Caldwell, 2014).

Dado que los Squamata no son capaces de regular fisiológicamente su temperatura corporal, el paisaje térmico determina el tiempo y lugar de sus actividades (regulación etológica). La disponibilidad de agua es otra restricción. Sin embargo sus características comportamentales, ecológicas y fisiológicas les permitieron la permanencia a través de climas extremadamente calientes a muy fríos, de extremadamente secos a ambientes acuáticos de agua dulce y marina, y desde tierras bajas a regiones elevadas. Esto se refleja en una distribución en todos los continentes (excepto la Antártida) y en la mayoría de las islas oceánicas tropicales y subtropicales (Vitt y Caldwell, 2014).

Sus requisitos hídricos y térmicos hacen que este grupo sea particularmente sensible al cambio global, que impacta negativamente en sus territorios naturales volviéndolos más extremos. Consecuentemente muchas especies se están extinguiendo y otras desplazaron considerablemente sus distribuciones históricas (Sinervo *et al.*, 2010).

Además de la oviparidad, condición **plesiomórfica** para reptiles, algunos grupos paren crías desarrolladas (viviparidad). Al menos ocho grupos presentan partenogénesis. Presentan fertilización interna mediada por la presencia de los hemipenes, a diferencia de los tuataras que tienen fertilización interna por aposición de cloacas.

Las lagartijas (los escamados excluyendo anfisbenas y serpientes) constituyen un grupo de reptiles muy diverso con 6.399 especies descritas hasta octubre de 2017 (Uetz, 2017). Entre ellas se han desarrollado diversas estrategias de locomoción que les permiten explorar ambientes con estructuras físicas variables: desde acuáticos, de la interfaz agua-aire, terrestres, **fosoriales**, arenícolas, **rupícolas** hasta distintos micro-hábitats **arborícolas**. Asociado a esto, se observan especializaciones que comprometen varios aspectos anatómicos tales como tamaño corporal, forma del cuerpo, proporción de sus miembros y dedos, como así también ganchos, garras, almohadillas adhesivas, etc. (Garland y Losos, 1990; Feduccia, 1993; Vitt y Pianka, 1994; Zug *et al.*, 2001; Russel, 2002; Tulli *et al.*, 2009 Vitt y Caldwell, 2014).

La forma general de las lagartijas es variable. Muchas son de cuerpo alargado con largas colas, otras son robustas y con colas cortas. Sus patas posteriores son típicamente más largas que las

anteriores y en consecuencia, mucha de la fuerza propulsora proviene de los miembros posteriores. Algunas, como los camaleones, poseen una cola prensil usada para trepar. La gran mayoría de las lagartijas posee cuatro miembros y pueden moverse rápidamente por superficies horizontales y a veces verticales (Vitt y Caldwell, 2014). Los miembros son muy variables en longitud. Unos pocos grupos, los gecónidos de los géneros *Ptychozoon* y *Luperosaurus*, poseen patas lobuladas con membranas tegumentarias usadas como paracaídas luego de saltos entre ramas de árboles. Muchas de las especies, de los clados Dactyloidae (*Anolis* spp., *Dactyloa* spp., *Norops* spp.), Scincidae (*Prasinohaema* sp.) y Gekkota (diversos géneros y especies) han desarrollado **almohadillas adhesivas** en sus dedos habilitándolos a escalar sobre superficies verticales lisas (Irschick *et al.*, 1996, Russell, 2002; Higham *et al.*, 2015). La vasta mayoría de las lagartijas usan una locomoción de tipo *sprawling* (extendida en su traducción literal) en las que las piernas se posicionan hacia los lados del cuerpo en vez de hacerlo debajo de este (Kardong, 2007).

La mano de una lagartija típica es pentadáctila. Su **fórmula falangeal** típica se mantiene como la fórmula ancestral amniota: 2-3-4-5-3. Posee 17 articulaciones sin tener en cuenta las articulaciones carpales y metacarpales en la base de la palma que resultan en más de 20 grados de libertad (Romer, 1956; Renous-Lécuru, 1973, Donald y Neumann, 2010). Todas las lagartijas excepto algunos gecónidos poseen garras, que asisten a funciones locomotoras principalmente (Vitt y Caldwell, 2014). Es importante señalar que las lagartijas son **plantígradas**, condición que implica que durante la marcha el peso del cuerpo recae en la palma y planta de manos y pies. Este hecho supone un compromiso particular del carpo en la locomoción (Gavrilov, 1959).

La pérdida de **miembros pares** ha ocurrido múltiples veces en los Squamata (Gans, 1975; Edwards, 1985; Greer, 1991; Wiens y Slingluff, 2001; Whiting *et al.*, 2003; Shapiro *et al.*, 2007; Abdala *et al.*, 2015). Contando serpientes, anfisbenas, dibámidos, y miembros de la mayoría de los grandes grupos de lagartijas, 30 de 66 familias se caracterizan por la ausencia total de miembros (Vitt y Caldwell, 2014). Una familia monogénica de anfisbenas, Bipedidae, tiene la particularidad de tener especies (Género *Bipes* sp.) dotadas de miembros anteriores con diversos grados de desarrollo. Esto es particularmente interesante, no solo por ser los únicos representantes con miembros dentro de un linaje (Amphisbaenia) caracterizado por la ausencia de los mismos, sino por ser la única familia de Squamata en que los miembros posteriores se redujeron antes y persisten los anteriores (Gans, 1975; Gauthier *et al.*, 2012).

La diversidad en morfología, biogeografía y ecología, junto a un registro fósil relativamente importante y numerosos taxa existentes, hace de Squamata un grupo sumamente atractivo para realizar estudios evolutivos. Consecuentemente, los Squamata han sido un grupo modelo en estudios sobre ecología y biología evolutiva (Losos, 1994; Herrel *et al.*, 1998; Vanhooydonck e Irschick, 2002; Conrad, 2008, Tulli *et al.*, 2009, 2011; Bergmann *et al.*, 2009; Cruz *et al.*, 2014, Reeder *et al.*, 2015, entre muchos otros).

Origen y Evolución de la prensilidad

Movimientos sofisticados de la mano parecen haber surgido en los primeros Tetrapoda (Iwaniuk y Whishaw, 2000), dado que fueron reportados en Anfibia (Gray, 1997; Manzano *et al.*, 2008), Crocodilia (Iwaniuk y Whishaw, 2000), Squamata (Abdala *et al.*, 2009; Mendyk y Horn, 2011; Fontanarrosa y Abdala, 2014) y Mammalia (Costello y Fragaszy, 1988; Whishaw y Pellis, 1990; Godinot y Beard, 1991; Hamrick, 1996; Ivanko *et al.*, 1996; Iwaniuk y Whishaw, 2000; Sargis, 2001; Jungers *et al.*, 2005; Lemelin *et al.*, 2008; Kirk *et al.*, 2008; Pouydebat *et al.*, 2008; Tocheri *et al.*, 2008; Toussaint y Meugnot, 2013; Fabre *et al.*, 2013; entre muchos otros). Entre movimientos sofisticados de la mano se encuentra la **prensilidad**. En líneas generales se entiende por prensilidad a la capacidad de agarrar objetos. Clásicamente se distinguieron dos tipos de prensilidad: La prensilidad de potencia y la prensilidad de precisión (Napier, 1956) que difieren principalmente en la mayor o menor superficie de la mano que toma contacto con el objeto agarrado, lo que trae aparejado una mayor posibilidad de ejercer fuerza sobre el objeto en el primer caso o una mayor posibilidad de manipular con precisión en el segundo caso.

Respecto a las fuerzas selectivas que promovieron la evolución de la prensilidad manual existen al menos dos hipótesis propuestas: **(a)** se originó en el contexto de la captura de presas móviles o comportamiento cazador (Gray *et al.* 1997; Iwaniuk y Whishaw, 2000; Godinot, 2007; Sustaita *et al.*, 2013); **(b)** se originó en el contexto de la locomoción arbórea en ramas finas. Según esta segunda hipótesis la manipulación de presas habría surgido en el contexto de organismos previamente prensiles (Toussaint y Meugnot, 2013).

Un supuesto de base de este trabajo es que el mejoramiento de las capacidades manuales adquirido con la prensión amplía el espectro de ambientes que pueden ser explorados, con la incorporación de micro-hábitats que de otra manera habrían sido inaccesibles. Esta mayor versatilidad

ecológica representa una distinción en relación a aquellas manos de movimientos más limitados y se incluye en lo que Iwaniuk y Whishaw (2000) consideran “skilled forelimb movements”. El uso de la prensilidad en lagartijas estaría principalmente asociado con la locomoción y el acceso a determinados micro-hábitats. Excepcionalmente puede servir a fines de manipulación de presas como ocurre en *Varanus beccarii* (Mendyk y Horn, 2011). En tales circunstancias es necesario evaluar si los miembros posteriores adquieren protagonismo en la locomoción.

En Squamata se han reportado al menos seis linajes con manos prensiles: gecónidos, policrotídeos, dactiloideos, tropidúridos, camaleónidos y varánidos (Abdala *et al.*, 2009; Mendyk y Horn, 2011; Higham y Anderson, 2013; Herrel *et al.*, 2013; Crandell, *et al.*, 2014; Díaz y Trainor, 2015). En todos los casos se trata de organismos arborícolas. En la Figura 0.2 se observan las diferencias entre una especie de lagartija que carece de prensilidad (Fig. 0.2A) y una especie ejerciendo prensilidad (Fig. 0. 2B).

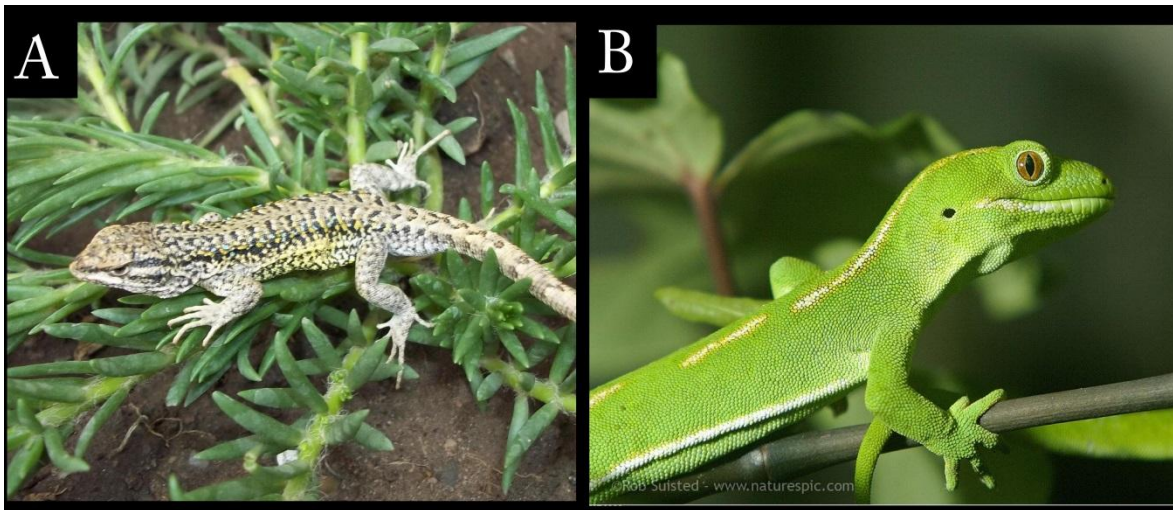


Fig. 0.2: La figura muestra dos lagartijas en las que se comparan sus habilidades manuales. **A.** *Liolaemus ruibali* (Argentina) como ejemplo de carencia de prensilidad, con sus manos apoyadas sobre la rama sin agarrarla. Foto: Marcos Paz. **B.** *Naultinus elegans* (Nueva Zelanda) como ejemplo de mano prensil. El animal agarra la rama con su mano derecha. Foto: Rob Suisted.

La prensilidad ha sido vastamente estudiada en los primates en general y en los humanos en particular (Napier, 1956; Sustaita *et al.*, 2013; Pouydebat *et al.*, 2014; Feix *et al.*, 2015). De hecho por mucho tiempo se pensaba que representantes del género *Homo* eran los únicos animales dotados de prensilidad manual (Pouydebat *et al.*, 2014). La prensilidad resulta un tema emblemático en el

contexto de la evolución humana dado que se la asocia con el uso y fabricación de herramientas (Pouydebat *et al.*, 2008), como así también a la recepción sensorial (Rotella, 2016).

Estudios sobre la prensilidad en tetrápodos no mamíferos se han enfocado en anatomía de estructuras músculo-tendinosas, (Manzano, *et al.*, 2008; Abdala *et al.*, 2009; Sustaita *et al.*, 2013), **biomecánica** (Manzano, *et al.*, 2008; Abdala *et al.*, 2009) y comportamiento (Gray *et al.*, 1997; Mendyk y Horn, 2011). El estudio de la evolución de aspectos esqueléticos ligados a la prensilidad son escasos en tetrápodos no-mamíferos (Fontanarrosa y Abdala, 2014, 2016).

Demandas ambientales del eco-espacio arbóreo

Los micro-hábitat arbóreos y arbustivos suponen a los tetrápodos que los habitan importantes desafíos locomotores dado que representan un sustrato discontinuo, de ancho variable y orientado en todos los ángulos posibles (Cartmill, 1985). Esto exige a los organismos adaptaciones para lidiar con los fenómenos físicos intervinientes. Entre otras cosas deben evitar caídas, tanto durante sus períodos de actividad como durante las horas de sueño. La presión selectiva en el aparato locomotor de estos organismos puede suponerse entonces un mecanismo evolutivo predominante en estos ambientes. La función prensil representa uno de los mecanismos que en conjunto con las fuerzas de succión, balanceo de brazos, y adhesiones al sustrato permitieron la incursión al eco-espacio arbóreo (Cartmill, 1985; Hildebrand y Goslow, 2001).

Procesos y patrones micro y macroevolutivos en la relación forma- función-ambiente.

La evolución representa la suma de eventos al azar (mutación y recombinación génica, deriva) y **selección natural** que es principalmente no al azar (Kutschera y Niklas, 2004). **Microevolución** (nivel poblacional) y **macroevolución** (por encima del nivel de especie) son dos grandes abordajes en el estudio de la evolución. La relación entre ambos ha sido objeto de profundas discusiones teóricas en la biología evolutiva ya que podrían existir procesos emergentes propios de la escala macro-evolutiva (Carroll, 1997). La disputa radica en si los procesos selectivos operando a nivel poblacional provocan los fenómenos de tendencias evolutivas observados en muchos linajes a escala macro-evolutiva (Simons, 2002). Cualquiera sea la respuesta, es necesario contextualizar los abordajes

macroevolutivos en relación a los niveles micro-evolutivos subyacentes (Garland y Losos, 1990). Lo que no está en discusión es que los procesos microevolutivos trasladan sus efectos a los niveles macroevolutivos, generando los patrones de **variación** morfológica inter-específica que observamos y que usamos para hacer inferencias (Garland y Losos, 1990).

Micro-evolución (Fig. 0.3). El marco teórico del adaptacionismo moderno (*post spandrels*, sensu Gould y Lewontin, 1979) implica una serie de supuestos y de aspectos que se vinculan entre sí bajo una lógica de influencias direccionadas (Arnold, 1983; Lauder, 1996) y de manera cíclica. Es posible deconstruir este paradigma en un análisis detallado siguiendo la propuesta de Arnold (1983). Este autor estableció una lógica que subyace a las relaciones entre conceptos clave en el paradigma adaptacionista. Este relaciona la morfología, la **performance** y el fitness en lo que denominó paradigma **Morfología/fenotipo** → Performance → **Fitness**

Ambiente → *Genotipo* = *Fenotipo* (Fig. 0.3.1.). Podemos comenzar el análisis de enfocándonos en la influencia que ejerce el ambiente sobre el genotipo durante la ontogenia para dar lugar al fenotipo. El fenotipo representa la forma cuyos patrones de variación son clásicamente estudiados en los estudios macroevolutivos. La forma implica cualquier aspecto de la estructura o de las características de un organismo, desde estructuras moleculares y celulares hasta los distintos componentes de los sistemas morfológicos complejos o mecanismos comportamentales (Vizcaíno, 2016).

Forma → *Función* → *Facultad* → **Rol Biológico** (Fig. 0.3.2.). La forma a su vez es determinante de una función. Esto en tanto consideremos a la estructura como un **sistema físico**. Así, el término **función** se concibe como el uso o rol mecánico de las características fenotípicas (Bock, 1977; Ricklefs y Miles, 1994).

Arnold (1983) y Garland y Losos (1990) enfatizan en que es la performance el concepto clave en mediar la vinculación Forma-Ambiente. Sin embargo en este trabajo, es prioritario enfatizar en el concepto de función más que en performance dado que el abordaje de esta tesis implica un enfoque macroevolutivo. Esto no representa ningún conflicto dado que por performance se entiende una medida de cuán bien se desempeña una función dada. El concepto de performance responde a la pregunta sobre la **variabilidad** poblacional en el desempeño de una función dada, es decir a un abordaje micro-evolutivo.

Además del concepto de función, es importante hacer una distinción de conceptos relacionados que suele confundirse en la literatura. La **facultad** es lo que un rasgo es capaz de hacer en la vida del organismo, resulta de la combinación de una forma dada y una función particular. Una misma facultad puede ser usada de manera diferente al interactuar con el ambiente en el que vive el organismo. Estos modos diferentes constituyen **roles biológicos** (Bock y von Wahlert, 1965; Vizcaíno *et al.*, 2016). En líneas generales los roles biológicos pueden relacionarse con la alimentación, la evasión de la depredación y la reproducción.

Éxito Reproductivo (Fig. 0.3.3). En la medida que la variación morfológica entre los individuos de una población genera diferencias en el desempeño del rol biológico (performances) se verá afectado el éxito reproductivo de los individuos (su **fitness**). Con estas disquisiciones es posible decir ahora que la selección natural no actúa directamente sobre el genotipo, actúa sobre los roles biológicos de los organismos, que en caso de estar bien ajustados al ambiente, aportarán a la supervivencia relativa y al fitness de un individuo que pasará parte de sus componentes genéticos a la siguiente generación (Kutschera y Niklas, 2004). En este sentido, entender cómo funciona un rasgo morfológico es esencial para analizar hipótesis de adaptación. En concordancia, se ha indagado bastante en la relación entre la variación inter-específica de capacidades funcionales con la variación en las características morfológicas y fisiológicas (Irschick, *et al.*, 1996).

Respuesta Evolutiva → Adaptación (Fig. 0.3.4.). En un paso subsiguiente, la selección natural podría dar como resultado variaciones en las frecuencias génicas de rasgos específicos a lo largo de las generaciones. Esto se da siempre y cuando tales rasgos sean heredables: a esto se le llama respuesta evolutiva.

Fuentes de variabilidad genética. (Fig. 0.3.5). La selección natural en sí misma además de las migraciones, mutaciones y la recombinación generan variabilidad génica.

Así, el contexto ambiental (**agentes de selección**) determinarán qué función, y por lo tanto qué morfología y qué genotipo aumentará su representación en el pool génico de las siguientes generaciones (Garland y Losos, 1990).

Un razonamiento distinto también tiene lugar y es el que implica que, dado que algunas morfologías funcionan mejor en determinados hábitats, la selección natural favorecerá su la preferencia del hábitat más apropiado. Esto se conoce como selección de hábitat por parte del organismo (Garland y Losos, 1990).

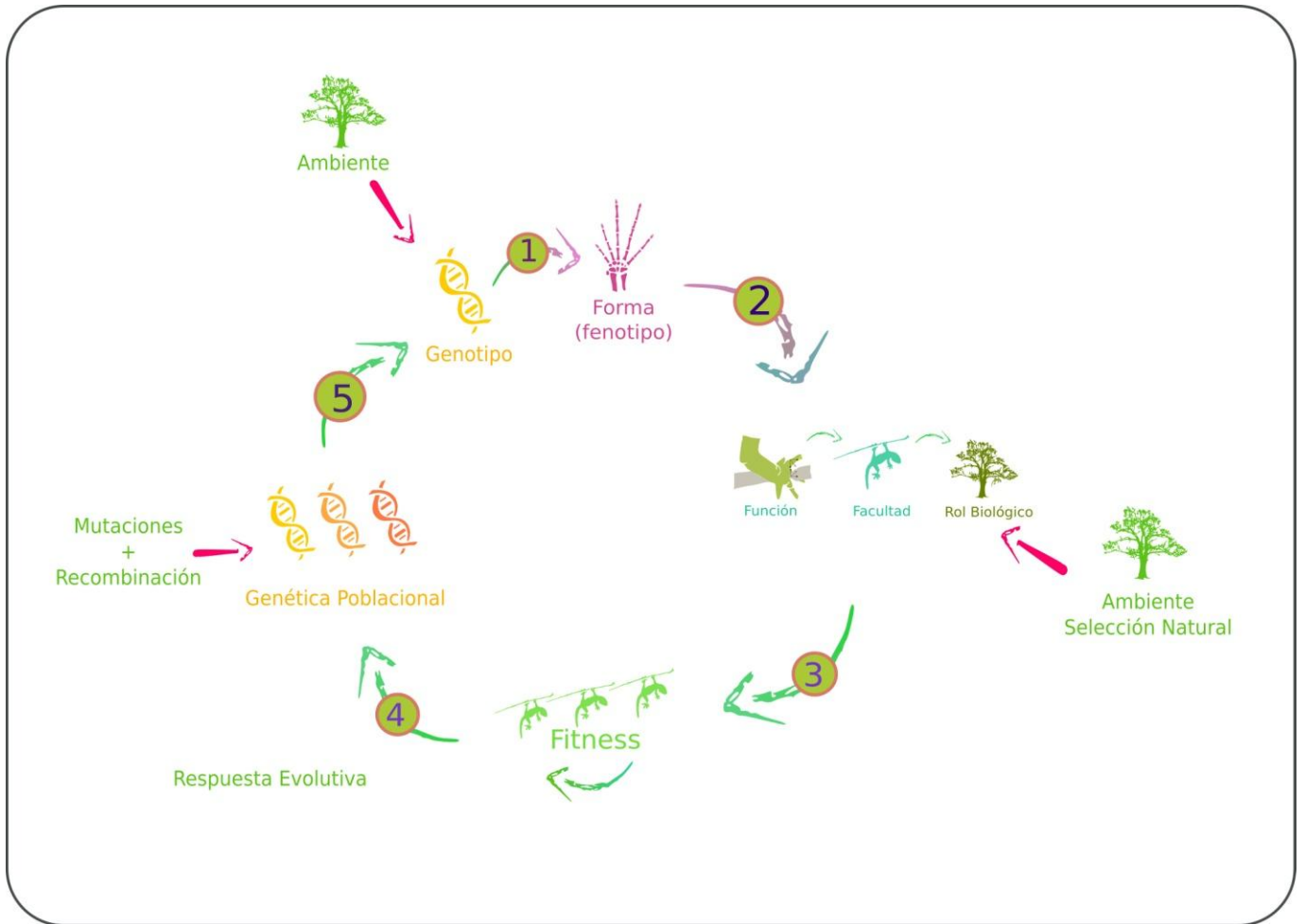


Fig. 0.3: En esta imagen se sintetizan conceptos involucrados en el paradigma adaptacionista. Así mismo se muestra cómo se relacionan los conceptos entre sí **1)** Vinculación Genotipo-Forma, **2)** Vinculación Forma-Función, **3)** Función-Fitness, **4)** Fitness-Genética de poblaciones; **5)** Reinicio del ciclo.

Patrones Macroevolutivos (Fig. 0.4)

La **ecomorfología** es un abordaje fundamentalmente macroevolutivo que indaga sobre la *vinculación forma-función-ambiente* (Van der Klaauw, 1948; Garland y Losos, 1990; Ricklefs y Miles, 1994; Vizcaíno *et al.*, 2016). La variación de las formas biológicas encuentra correlato con características ambientales y un supuesto de base radica en que, tal covariación en el presente es el resultado de la selección natural y la evolución adaptativa durante la historia del linaje (Klingenberg y Ekau, 1996; Vizcaíno, 2016). Es decir, asume que los efectos de la micro-evolución son reconocibles al comparar taxa a distintas jerarquías taxonómicas. Con el reconocimiento de **patrones** en la variación medible de la forma, se busca relacionar y/o explicar la proporción de variación que pueda ser atribuida al ambiente y a la historia (ontogenia y filogenia) y la variación conjunta (Giannini, 2003). La variación morfológica puede indicar *adaptación* a diferentes modos de vida (Garland y Losos, 1990).

Se considera **adaptaciones** a aquellos rasgos modelados por la selección natural en tiempos evolutivos en función de la mejora en la aptitud del organismo (Gould y Vrba, 1982; Lauder, 1996; Vizcaíno, 2016). Las estructuras orgánicas complejas son parcialmente o en gran medida construidas por procesos de selección natural. Estos supuestos se sustentan en la existencia de gran cantidad de evidencia que demuestra el poder de la selección natural para alterar diseños biológicos en respuesta a las demandas del ambiente (Lauder, 1996). De lo anterior se infiere que es esperable encontrar en las estructuras anatómicas un reflejo de la función que desempeñan.

El concepto de **homología** representa una de la bases macro-evolutivas fundamentales que permite a la biología comparada realizar inferencias (Hall, 2003). Las **homoplasias** por su parte representan excelentes oportunidades para indagar adaptaciones. Similitudes fenotípicas entre organismos ocupando hábitats similares se han considerado fuerte evidencia de evolución convergente. Sin embargo estas similitudes pueden también haber resultado de la mera herencia de un ancestro común (Losos, 1990; Lauder, 1996; Legreneur *et al.*, 2013). Los estudios comparativos de forma y función deben contemplarse bajo el contexto histórico bajo el cual estos rasgos evolucionaron (Felsenstein, 1985). Organismos no cercanamente emparentados pueden resolver desafíos ambientales similares tanto mediante rasgos diferentes o bien convergiendo en soluciones similares. Patrones morfológicos repetidos y originados independientemente en condiciones ecológicas equivalentes frecuentemente revelan convergencias surgidas por fuerzas selectivas comparables. Estos patrones

morfológicos recurrentes surgidos bajo ciertas condiciones ambientales constituyen “ecomorfos” particulares. Las lagartijas caribeñas de la familia Dactyloidae (Losos *et al.*, 1994), representan un linaje ejemplar de evolución de ecomorfos.

Los eventos de **convergencia** evolutiva son típicamente interpretados como evidencia de adaptación mediada por selección natural o evidencia de “restricciones” del desarrollo que limitan o sesgan la evolución morfológica. Examinar instancias de evolución repetida supone una vía importante para el estudio de los procesos evolutivos y es análogo a estudiar replicas experimentales múltiples. Las convergencias evolutivas son explicadas por la incidencia de procesos de selección similares (fuerzas selectivas similares). Esto significa que existen leyes físicas a las que se ven sujetos los organismos, que les imponen fuertes restricciones (restricciones físicas) limitando la evolución del binomio forma-función (Futuyma, 1998). El ambiente donde los organismos terrestres desarrollan sus actividades está fuertemente restringido por dos propiedades físicas principales: la fricción y el campo gravitatorio de la tierra (Karr y James, 1975; Futuyma, 1998; Legreneur *et al.*, 2013).

En esta tesis se propone un abordaje macroevolutivo y ecomorfológico de la estructura ósea de la mano de los Squamata, su relación con la función prensil y su relación con los diferentes usos de hábitat presentes en el grupo, en un contexto filogenético.

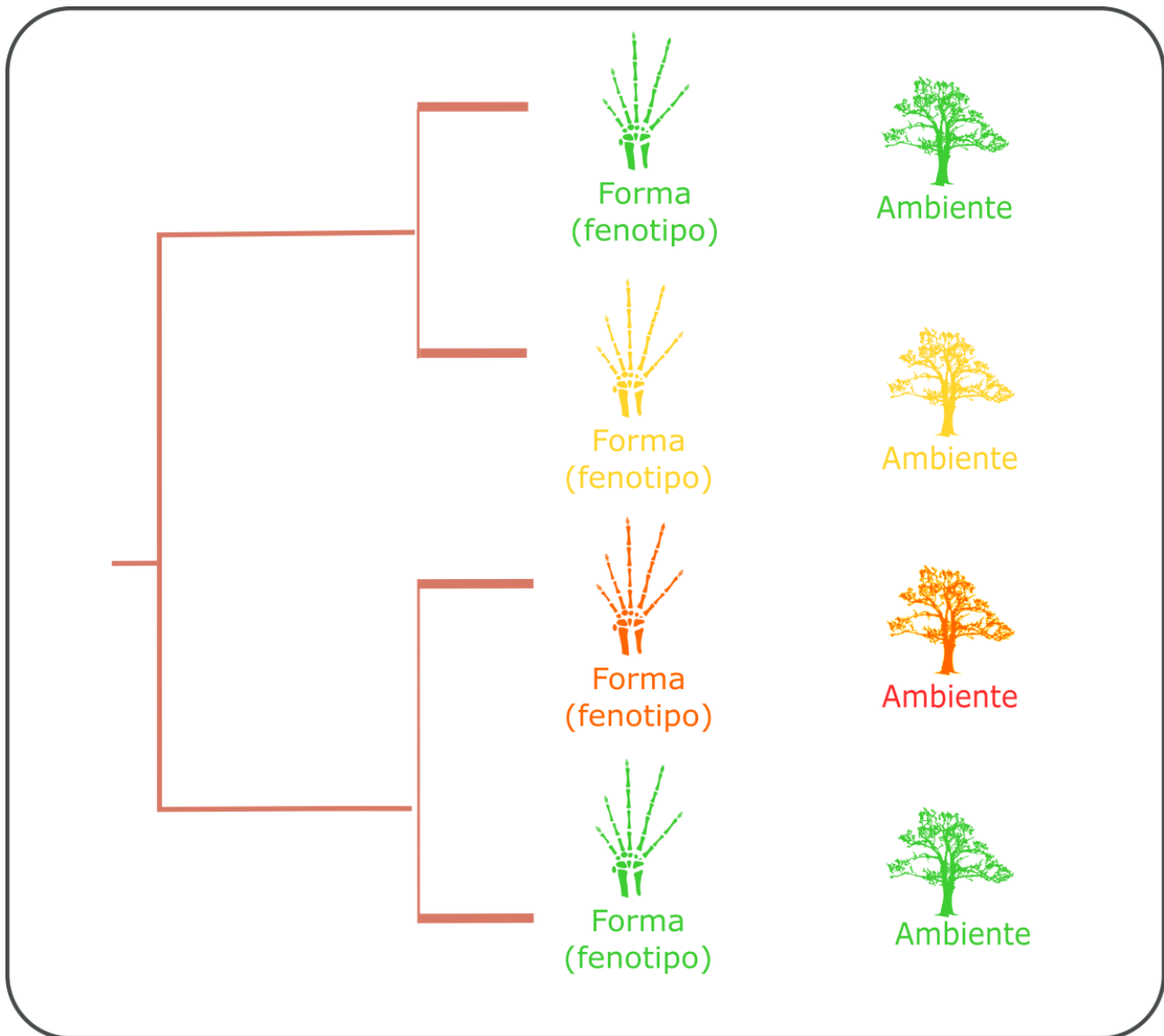


Fig. 0.4: En esta figura se muestra un esquema de patrones macroevolutivos que sugieren procesos adaptativos históricos. Se muestra un cladograma con morfologías correspondientes a los taxa terminales. Adicionalmente se muestra ambientes donde ocurren los taxa terminales. La variación en la forma se representa como variación de colores. La variación de los ambientes se representa como variación en colores. Colores iguales en morfología y ambientes indican su co-ocurrencia.

CAPÍTULO 1

Forma. Morfología de Huesos y Articulaciones de la Mano en Squamata

Resumen

El esqueleto de la mano de Squamata es un conjunto complejo de piezas altamente articuladas. Su región más proximal, el carpo, está formada por huesos cortos dispuestos en tres filas. La fila proximal está compuesta por los huesos radial, ulnar y pisiforme, la fila central está representada por un único hueso central, y la fila distal está compuesta por la serie de los cinco carpales distales. Distalmente al carpo se encuentra el metacarpo conformado por una única fila de cinco huesos largos. Entre éstos, el más largo es el tercero. A la altura del metacarpo se establece la divergencia de los dedos en torno a la base rígida que representa el carpo. Existe un amplio rango de valores de ángulos de divergencias de dedos en el clado Squamata.

La fórmula falangeal típica de Squamata mantiene la condición plesiomórfica de Amniota (2-3-4-5-3). Se registró un total de 37 variantes de fórmulas falangeales. En 12 familias se reportó algún cambio en la fórmula falangeal respecto de la condición plesiomórfica (pérdida o incremento de falanges), mientras que en sólo tres de ellas se reportó un incremento de falanges. Esto apoya la idea de que el incremento en el número de falanges es un fenómeno sujeto a restricciones en los tetrápodos.

La mano de Squamata posee dos articulaciones que la vinculan con el antebrazo, ambas de tipo elipsoide. Existen 14 articulaciones de tipo planas entre las piezas del carpo. Las articulaciones carpo-metacarpales son de tipo planas (de la I a la IV) y de tipo elipsoide (la V). Las articulaciones metacarpo-falangeales son de tipo elipsoide y las inter-falangeales son de tipo bisagra.

Los sesamoides son elementos esqueléticos que se desarrollan dentro de una banda continua de tejido conectivo denso. Entre los sesamoides más conspicuos de las manos de Squamata se encuentran: el sesamoide palmar, el axial, los sesamoides ventrales a los metacarpales y los sesamoides dorsales de los dedos. Adicionalmente se pueden mencionar los elementos parafalangeales presentes en algunos geckos y el hueso pisiforme. La naturaleza sesamoide de estas estructuras está en discusión.

La mano de Squamata es una estructura muy compleja, compuesta de 31 huesos. Si a éstos le sumamos los huesos sesamoides más frecuentes la sumatoria asciende a 42, y a 62 contando los elementos parafalangeales. La complejidad y cantidad de información que presenta la mano de un Squamata hace que su estudio represente un aporte valioso para la interpretación de procesos y patrones macroevolutivos en dentro y fuera de este clado, además de brindar una oportunidad

excepcional para el análisis comparado de las estructuras del esqueleto de los tetrápodos en el marco del paradigma de la complejidad.

Introducción

Osteología general

Los huesos son estructuras esqueléticas conformadas mayoritariamente por tejido óseo. Este es un tipo de tejido conectivo caracterizado por tener su matriz extracelular calcificada, lo que le otorga gran dureza. Generalmente los huesos contienen tejido óseo compacto y tejido óseo esponjoso. Adicionalmente suelen tener tejido cartilaginoso, tejido conectivo denso y tejido hematopoyético. Según su morfología, los huesos pueden ser largos, cortos o planos. Los **huesos largos** poseen un cuerpo alargado y cilíndrico llamado diáfisis y dos extremos ensanchados conocidos como epífisis. Los huesos cortos son cúbicos o poliédricos regulares. Se cubren de cartílago en las caras articulares. Los huesos planos poseen predominancia de dos de sus tres dimensiones (Haines, 1950; Ross y Pawlina, 2007).

Según los criterios geométricos e histológicos, los huesos de la mano de Squamata son largos (metacarpales y falanges), cortos (carpales) y planos (algunos sesamoides). Los componentes óseos de la mano de Squamata comprenden nueve huesos del carpo, el o los sesamoides palmares, cinco metacarpales que constituyen el esqueleto de la palma de la mano, y las series de falanges que conforman cada dedo (Romer, 1956; Russell y Bauer, 2008). La nomenclatura anatómica de la mano de Squamata se aborda tradicionalmente bajo dos propuestas alternativas de homologías (Russell y Bauer, 2008). Los conflictos entre ambas alternativas se centran en la identidad de la pieza más pequeña del carpo que se sitúa entre el radial y el primer metacarpal (cd1 en la Fig. 1.1). Algunos autores (Carroll, 1977; Leal *et al.*, 2010) consideran que esta pieza corresponde al central medial de los amniotas. Según esta postura, el carpal distal I estaría ausente en Squamata en tanto elemento individualizado, pudiendo haberse fusionado al metacarpal I. Alternativamente, autores como Romer (1956) y Fabrezi *et al.* (2007) consideran que esta pieza corresponde al carpal distal I. Fabrezi *et al.* (2007) se basan en evidencia embriológica para apoyar esta idea. Siguiendo a Romer (1956) y Fabrezi *et al.* (2007) aquí se considera a esta pieza como el carpal distal I.

Artrología

Una **articulación** se define la unión entre dos o más huesos, un hueso y cartílago o un hueso y los dientes. Las articulaciones permiten que los elementos esqueléticos se muevan en relación a otros.

El movimiento es típicamente producido por la contracción de músculos anclados a alguna de las piezas esqueléticas intervinientes en la articulación (Vizcaíno *et al.*, 2016).

Según las características de la articulación, ésta permitirá el movimiento relativo de los huesos según uno o más grados de libertad. Los grados de libertad (GDL) de una articulación son definidos como las coordenadas independientes requeridas para caracterizar completamente al sistema (Zatsiorsky, 1998; Acero, 2005; Neumann, 2010). Un grado de libertad (GDL) puede entenderse como la forma independiente en que un cuerpo se mueve. Una articulación puede alcanzar un número máximo de tres grados de libertad axiales en correspondencia de las tres dimensiones espaciales. Para cada GDL se considera un máximo de dos movimientos posibles, de manera que con tres GDL se puede ejercer un máximo de seis movimientos teóricos. Desde una perspectiva ingenieril, los movimientos traslacionales no axiales pueden incluirse como grados de libertad. Estos implican deslizamientos de las piezas entre sí (Neumann, 2010). Según las posibilidades de movimiento, las articulaciones se clasifican en dos tipos básicos. Por un lado, las articulaciones sinartrósicas, que son uniones entre huesos que no permiten movimientos significativos relativos entre las piezas involucradas. Las articulaciones diartrosis (sinoviales), en cambio, permiten un rango variable de movimientos relativos entre las piezas involucradas y pueden permitir uno, dos o tres GDL o movimientos traslacionales (Neumann, 2010; Vizcaíno *et al.*, 2016).

Según los grados de libertad que son permitidos por su morfología, las articulaciones diartrosis se pueden clasificar a su vez en cuatro tipos básicos: uni-axiales, bi-axiales, tri-axiales y no-axiales (Neumann, 2010; Vizcaíno *et al.*, 2016).

Articulación Uni-axial. Permiten movimientos axiales según un único eje, es decir presentan un único grado de libertad (axial). Según un criterio morfológico las articulaciones uni-axiales incluyen:

Articulación en Bisagra (hinge joint en inglés). A este tipo de articulaciones se la comparará con una bisagra como mecanismo análogo. Está formada por un eje central rodeado por un cilindro hueco. Por ejemplo, permiten **flexión** y **extensión** (Lobo, 2010; Neumann, 2010; Vizcaíno *et al.*, 2016).

Articulación en Pivote (pivot joint en inglés). Esta articulación implica un eje central rodeado por un gran cilindro. Se diferencia de la articulación en bisagra en que el miembro móvil se orienta de

manera paralela al eje de rotación. La orientación mecánica produce el movimiento de giro. Se lo compara con el movimiento de un picaporte de una puerta (Lobo, 2010; Neumann, 2010).

Articulación en Rodillo (roller joint en inglés). Implica que una de las estructuras involucradas tiene forma de rodillo en correspondencia con una oquedad en la otra pieza involucrada (Kümmell y Frey, 2012a).

Articulación Bi-axial. Permite la rotación según de dos ejes y dos ángulos, es decir posee dos grados de libertad de movimiento. Según un criterio morfológico, este tipo de articulación incluye:

Articulación Elipsoide. En este tipo de articulación uno de los miembros involucrados presenta una superficie elongada convexa en una dimensión que encaja en una superficie similar cóncava presente en la otra pieza involucrada. Este tipo de articulación restringe fuertemente la rotación entre las dos piezas pero permite movimientos planos como la flexión-extensión y **aducción-abducción** (Neumann, 2010).

Articulación en Silla de Montar (saddle joint en inglés). Este tipo de articulación implica que la superficie de una de las piezas posea una concavidad en una de las dimensiones y una convexidad en otra (como una silla de montar). La otra pieza involucrada tiene a su vez una superficie con una convexidad y concavidad. Esta morfología genera un bloqueo recíproco que permite movimientos amplios según dos ejes, mientras limita la rotación.

Articulación Condilar. Este tipo de articulación se asemeja a una articulación de tipo esférica (ver abajo), en la cual la pieza cóncava presenta una concavidad relativamente poco profunda o poco pronunciada. A diferencia de la articulación elipsoide la superficie cóncava no es elipsoide si no circular. Permiten flexión-extensión y aducción-abducción o bien flexión-extensión y rotación axial.

Articulación Tri-axial. Permite la rotación alrededor de cualquier eje que pase por el centro de una esfera. Se define con tres grados de libertad porque cualquier rotación que se produzca puede ser descripta como una combinación de rotaciones alrededor de tres ejes. Según un criterio morfológico, se las conoce como *articulaciones esféricas (ball and socket en inglés)*. Este tipo de articulación implica que una de las piezas involucradas posea una convexidad esférica que encaja en una concavidad en forma de copa.

Articulación No-axial. Éstas solo permiten pequeños movimientos de deslizamiento. Según un criterio morfológico, las articulaciones no-axiales se conocen como *articulaciones planas*. Implican la vinculación entre dos superficies articulares planas o relativamente planas. Los movimientos

permitidos por estas articulaciones implican deslizamientos y algún grado de rotación relativa entre las piezas. Por ejemplo, la articulación formada entre los huesos carpianos.

Articulaciones de la mano. Según un criterio topológico, las piezas de la mano están involucradas en cinco tipos básicos de articulaciones teniendo en cuenta la identidad de los elementos que las componen: 1) Articulación antebrazo-carpo, 2) Articulaciones inter-carpianas, 3) Articulaciones carpo-metacarpales, 4) Articulaciones metacarpo-falangeales y 5) Articulaciones inter-falangeales que, a su vez, se clasifican según la identidad de las piezas involucradas:

- Carpo-Metacarpal (**C-MC**): articulación entre el extremo proximal de los metacarpales y la fila **distal** de huesos carpales.
- Metacarpo Falangeal (**MC-F**): articulación entre huesos metacarpales y las falanges proximales (=basales) de cada dedo.
- Interfalangeales (**IF**): articulación de dos falanges consecutivas en un dedo () (Romer, 1956; Renous-Lécuru, 1973, Kümmell y Frey, 2012).

Producto de la morfología de las piezas y sus articulaciones, se generan la configuraciones espaciales de las regiones de la mano. Un atributo conspicuo de tal configuración son los ángulos de divergencia entre los **rayos** de la mano. Los ángulos de divergencia, a pesar de ser muy escasamente considerados en la literatura, dan cuenta de aspectos funcionales locomotrices en Squamata (Russell y Oetelaar, 2015). La diferenciación del pulgar en primates genera un mayor ángulo de divergencia de éste respecto a los demás dedos, característica que ha permitido la función de prensilidad (Boyer *et al.*, 2013; Feix *et al.*, 2015). En esta tesis se presenta un abordaje cuantitativo de los ángulos de divergencia entre los rayos de la mano de las especies muestreadas.

Sesamoides

Los sesamoides son elementos esqueléticos típicamente pequeños, caracterizados por desarrollarse dentro de una banda continua de tejido conectivo denso, especialmente el que constituye las cápsulas articulares en zonas donde un tendón cruza una articulación o en las inmediaciones de la prominencia de un hueso (Hall, 2005; Vickaryous y Olson, 2007; Lobo, 2010; Regnault *et al.*, 2016a, b). Estos elementos pueden ser mineralizaciones, osificaciones de cartílago hialino o nódulos de cartílago sin osificación (Regnault *et al.*, 2016a, b). La mayoría de los huesos del esqueleto de un

tetrápodo están conectados entre sí mediante articulaciones. Los sesamoides en cambio no intervienen en articulaciones, aunque siempre están relacionados con ellas de un modo u otro. Por estar típicamente no conectados con otros huesos, se ha pensado que actuarían como poleas proveyendo una superficie suave sobre la que el tendón en que se insertan se desliza, incrementando de esta manera la habilidad del tendón para transmitir fuerzas musculares (Abdala *et al.*, 2017). Se ha hipotetizado también que los sesamoides protegen a los **tendones** de daños mecánicos (Sarin *et al.*, 1999).

Los sesamoides se encuentran embebidos en tejidos fibrosos del tendón correspondiente, excepto en la región donde estos contactan con las superficies sobre las cuales deslizan (Jerez *et al.*, 2010). Algunos sesamoides se han reportado como variables respecto a su presencia, número y disposición entre individuos (Doherty, 2007; Regnault *et al.*, 2016a). La frecuencia de los sesamoides es variable entre especies e incluso entre individuos dentro del clado Squamata (Jerez *et al.*, 2010; Otero y Hoyos, 2013). Debido a esta variabilidad, tradicionalmente se pensó que los sesamoides surgen a partir de la interacción entre factores mecánicos ambientales y los factores biológicos como una respuesta plástica al estrés mecánico (Haines, 1969; Vickaryous y Olson, 2007; Sarin *et al.*, 1999). Sin embargo, muchos sesamoides, como la patella (=rótula) son tan invariables como cualquier otra pieza del esqueleto (Vickaryous and Olson, 2007; Regnault *et al.*, 2014, 2016a; Abdala *et al.*, 2017). Los sesamoides están determinados genéticamente y están presentes en la mayoría de los vertebrados extintos y actuales (Hall, 2005; Morales *et al.*, 2006; Doherty, 2007; Vickaryous y Olson, 2007; Abdala *et al.*, 2009; Jerez *et al.*, 2010; Ponssa *et al.* 2010; Otero y Hoyos, 2013; Regnault *et al.*, 2016a; Montero *et al.*, 2017; Abdala *et al.*, 2017). Adicionalmente muchos de los sesamoides son sensibles a bloqueos de genes Hox (Hall, 2005). Los elementos sesamoides, históricamente poco estudiados en vertebrados (Ponssa *et al.*, 2010; Regnault *et al.*, 2016a), están recibiendo notable atención en la última década (Ponssa *et al.*, 2010; Otero y Hoyos, 2013; Eyal *et al.*, 2015; Regnault *et al.*, 2016a, b; Montero *et al.*, 2017; Chadwick *et al.*, 2014; Abdala *et al.*, 2017). Dado que se los ha asociado frecuentemente con aspectos funcionales (Hildebrand, 1985; Sarin *et al.*, 1999), su conocimiento constituye un aporte a la comprensión de la mano como un sistema mecánico.

Según su conexión con otros tejidos, los sesamoides se pueden clasificar en:

Embebidos: aquellos sesamoides incluidos dentro de **tendones**.

Inter-óseos: aquellos que se localizan entre huesos y se relacionan directamente con **ligamentos**, pero no con tendones.

De deslizamiento: aquellos que proveen una superficie de deslizamiento para tendones flexores en manos y pies. Si bien este tipo de sesamoide mantiene una relación íntima con los tendones, esta relación difiere respecto a la de otras categorías en que los sesamoides actúan como una superficie en la que deslizan los tendones que discurren por encima o por debajo.

De soporte: aquellos que actúan como puntos de anclaje para músculos (Vickaryous y Olson, 2007; Jerez *et al.*, 2010).

Jerez *et al.*, (2010) identificaron 13 tipos diferentes de sesamoides en la mano de Squamata. Adicionalmente, Otero y Hoyos (2013) consideraron sesamoides a los elementos parafalangeales (Russell y Bauer, 1988) y al sesamoide axial (Fontanarrosa y Abdala, 2014), que ellos homologan con el hueso intermedio.

En este trabajo se presenta una revisión de la presencia y variaciones morfológicas de algunos de los elementos sesamoides de la mano, escogidos en función de su frecuencia y/o visibilidad. Se tuvieron en cuenta: el (o los) sesamoide(s) palmar(es), el sesamoide axial, los elementos parafalangeales, sesamoides dorsales-distales de los dígitos (SDD, = SDM *Sesamoidea digitorum manus*), sesamoides ventro-distales de los metacarpales (SMC: *Sesamoidea metacarpale*) y el pisiforme.

El sesamoide palmar es una estructura plana presente en la región palmar de diversos tetrápodos (Hildebrand, 1985; Abdala *et al.*, 2009; Jerez *et al.*, 2010; Ponssa *et al.*, 2010; Regnault, 2016a). Esta pieza está embebida en el tendón del músculo flexor digitorum longus que se dirige desde el antebrazo a los dedos. El tendón y su sesamoide embebido forman una estructura denominada placa flexora (Haines, 1950; Abdala *et al.*, 2009). El sesamoide axial es un pequeño hueso presente entre las epífisis de la ulna y el radio. Los elementos parafalangeales son estructuras esqueléticas pares situadas en las caras **medial** y **lateral** respecto a algunas articulaciones metacarpo-falangeales e interfalangeales (Russell y Bauer, 1988; Gamble, *et al.* 2012; Rothier *et al.*, 2017), de geckos de las familias Gekkonidae y Phyllodactylidae (Russell y Bauer, 1988; Russell, 2002, Gamble, *et al.*, 2012; Otero y Hoyos, 2013). Los sesamoides dorso-distales de los dígitos se encuentran ubicados dorsalmente respecto de la **falange ungueal** de los dedos I a V (Jerez *et al.*, 2010; Otero y Hoyos, 2013). Los sesamoides ventro-distales de los metacarpales se encuentran ventralmente al extremo distal de los metacarpales I a V. El pisiforme es una pieza ubicada latero-ventralmente respecto a la ulna y al ulnar. La clasificación de esta estructura ósea como sesamoide es discutida desde hace, al

menos, unos 100 años (Guilles, 1929; Muy, 1996; Fabrezi *et al.*, 2007; Russell y Bauer 2008; Diaz y Trainor, 2015; Reno *et al.*, 2016).

Túnel Carpiano

En humanos, en la región ventral del carpo se ha descripto una estructura en forma de conducto, el **túnel (=conducto)** carpiano, por donde discurren el nervio mediano, y los tendones de los músculos: flexor superficial de los dedos, flexor profundo de los dedos y flexor largo del pulgar. Su función es la de resguardar a estas estructuras del estrés mecánico a la que son sometidas la muñeca y la palma (Cobb *et al.*, 1993; Neumann, 2010). Anatómicamente, el túnel se forma en base al **canal carpiano**, limitado lateralmente por los tubérculos de los huesos escafoides y trapecio, y medialmente por la eminencia del hueso pisiforme y el hueso ganchoso. El canal carpiano se cierra gracias una estructura ligamentosa que se une a las estructuras óseas mencionadas formando el túnel. Esta estructura se denomina **flexor retinaculum (=ligamento carpal transverso)** (Haines, 1950; Cobb *et al.*, 1993). Debido a sus frecuentes patologías, ha sido extensamente estudiado en humanos (Neumann, 2010). Dada la condición **plantígrada** de los Squamata, que determina que el peso del cuerpo recaiga completamente sobre la planta de manos y pies, el túnel carpiano resguardaría los nervios, vasos sanguíneos y tendones que discurren por la zona palmar. Renous-Lécuru (1973) sugirió la presencia de un túnel carpiano en Squamata. En este trabajo se evalúan los rasgos que permitan apoyar o no esta idea.

Materiales y Métodos

Adquisición de datos

Muestra. Se examinaron físicamente 454 especímenes correspondientes a 280 especies, 71 géneros y 21 familias de Squamata. La muestra se escogió de tal manera que represente un amplio espectro en cuanto a habilidades manuales y a linajes filogenéticos, como así también según su disponibilidad en museos visitados (ver abajo).

Se trabajó con material diseccionado, material sometido a la técnica de diafanización y tinción diferencial de tejidos según el protocolo de Wassersurg (1976) y radiografías. La técnica de diafanización y tinción diferencial de tejidos permite visualizar las piezas esqueléticas diferencialmente coloreadas. Las piezas óseas se tiñen de rojo por su afinidad al colorante rojo de Alizarina, los cartílagos de tiñen de azul o celeste por su afinidad al pigmento Azul de Alcian y los músculos se transparentan por la acción de la enzima tripsina o, alternativamente, por la acción de la sal hidróxido de potasio. Este proceso permite observar el material articulado sin necesidad de realizar disecciones puesto que los músculos quedan transparentados, disminuyendo el riesgo de dañar el material por rotura de huesos o desarticulación de los mismos.

Descripciones, ilustraciones y fotografías se realizaron con lupa de disección estereoscópica (Nikon, SMZ-10, Nikon Corp., Tokyo, Japan).

Procedencia del material:

Museos Visitados. Fundación Miguel Lillo-Tucumán, Argentina: Revisiones periódicas desde 2011, Código **FML/SAUR**; Universidad Nacional de Salta: visita año 2013 y 2014, Código **MCN**; Universidad Nacional del Noroeste-Corrientes: visita año 2013, Código **UNNEC**; Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, Colombia: visita año 2014, Código **UIS**; Pontifica Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia: visita año 2014, Código **MUJ**; Museo de Herpetología, Universidad de Antioquia, Colombia, Código **MHUA**.

Material Revisado en Préstamo. El material perteneciente a las siguientes instituciones fue revisado en alguno de los museos visitados (ver arriba) donde se encontraban en calidad de préstamo: Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia, Código, **ICN**; United States National

Museum, Código **USNM**. Museo de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina, Código, **MLP.S**; United States National Museum Código, **USNM**; Field Museum of Natural History, Chicago, U.S.A. Código, **FMNH**.

Adicionalmente se consideraron datos de fuentes bibliográficas para registrar algunos caracteres no ambiguos, por ejemplo la fórmula falangeal o la presencia de sesamoides. Los datos obtenidos de esta manera son oportunamente reportados en esta tesis.

Teniendo en cuenta todas las fuentes de información consultadas se consideraron 22 familias de Squamata, esto representa un 63,8% del total de sus familias actuales con miembros desarrollados y un 51,1 % de las familias de Squamata teniendo el cuantas aquellas que carecen de miembros anteriores desarrollados (esto excluyendo a Serpentes) (Tabla 1.1).

Tabla 1.1

Familias con miembros anteriores			Familias sin miembros anteriores
	Géneros	Especies	
SQUAMATA			
Agamidae	2	2	Amphisbaenidae
Anguidae	-	-	Anniellidae
Bipedidae	1	1	Blanidae
Carphodactylidae	1	1	Cadeidae
Chamaeleonidae	2	2	Dibamidae
Corytophanidae	1	1	Pygopodidae
Cordylidae	-	-	Rhineuridae
Crotaphytidae *	-	-	Trogonophidae
Dactyloidae	1	8	
Diplodactylidae	5	5	
Diploglossidae*	-	-	
Eublepharidae	3	4	
Gekkonidae	17	31	
Gerrhosauridae	-	-	

Gymnophthalmidae	5	7	
Helodermatidae	-	-	
Hoplocercidae *	-	-	
Iguanidae	1	1	
Lacertidae	1	1	
Lanthanotidae *	-	-	
Leiosauridae	2	2	
Leiocephalidae*	-	-	
Liolaemidae	2	41	
Mossasauridae	2	2	
Opluridae	-	-	
Phrynosomatidae	1	1	
Phyllodactylidae	4	18	
Polychrotidae	1	1	
Scincidae	7	11	
Shinisauridae	-	-	
Sphaerodactylidae	8	15	
Teiidae	3	6	
Tropiduridae	1	2	
Varanidae	1	1	
Xantusiidae	-	-	
Xenosauridae	-	-	
RHYNCHOCEPHALIA			
Sphenodontidae	1	1	

Tabla 1.1: Listado de Familias con y sin miembros anteriores desarrollados (Vitt y Caldwell, 2014). Se indica el número de géneros y especies que fueron revisados. Entre las familias con miembros anteriores desarrollados, las únicas de las cuales no se obtuvo información para esta tesis fueron Lanthanotidae, Leiocephalidae, Diploglossidae, Crotaphytidae y Hoplocercidae (indicadas con un asterisco en la tabla). En aquellas familias cuyos representantes fueron revisados se indica el número

de géneros y especies considerados. Excepto Mossasauridae, todas las familias de la tabla poseen representantes.

Datos cualitativos. Se realizó una descripción de las características comunes compartidas por las manos en el clado Squamata. Las descripciones se presentan para cada una de las regiones: carpo, metacarpo y falanges. La nomenclatura utilizada se muestra en la Tabla 1.2. La tabla 1.3 muestra las equivalencias entre las nomenclaturas utilizadas típicamente en vertebrados en general y en humanos.

Tabla 1.2

Pieza	Abreviaturas
CARPO	
Ulnar	u
Radial	r
Central (lateral)	c
Pisiforme	p
Carpal distal I	CdI
Carpal distal II	CdII
Carpal distal III	CdIII
Carpal distal IV	CdIV
Carpal distal V	CdV
METACARPO	
Metacarpal I	McI
Metacarpal II	McII
Metacarpal III	McIII
Metacarpal IV	McIV
Metacarpal V	McV
DÍGITOS	

Falange I (=falange basal)	FI
Falange II	FII
Falange III	FIII
Falange IV	FIV
Falange V	FV
Falange ungueal	Fu
SESAMOIDES	
Sesamoide Palmar	SP
Sesamoide Axial	SA
Elementos Parafalangeales	EPF
Sesamoide dorsales de los dígitos	SDD
Sesamoides ventro- distales de los metacarpales	SMC

Tabla 1.2: Nombre de las piezas incluidas en este trabajo junto con las abreviaturas utilizadas.

Tabla 1.3

Nomenclatura en vertebrados en general	Nomenclatura en humanos
Ulnar	Triquetral
Radial	Escafoide
Central	---
Intermedio	Semilunar

Pisiforme (=accesorio)	Pisiforme
Carpal distal I	Trapezio
Carpal distal II	Trapezoide
Carpal distal III	Capitate/grande
Carpal distal IV + V	Hamate= ganchoso

Tabla 1.3. Equivalencia entre las nomenclaturas utilizadas para denominar los huesos carpianos en vertebrados en general y en humanos (International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature, 2012).

Se obtuvo la **fórmula falangeal** de la mano de 266 especies correspondientes a 21 familias de Squamata. La fórmula falangeal es una secuencia de cinco números que indica cuántas falanges hay en cada dedo de la mano o del pie de un taxón. El número de elementos se lista comenzando desde el dedo más medial respecto al cuerpo (típicamente el dedo I) hasta el dedo más lateral (típicamente el dedo V) (Romer, 1956). La información se obtuvo mediante el examen físico de los ejemplares disponibles. Adicionalmente se incluyeron datos tomados de la bibliografía. Dado que en muchos casos la fuente provino de trabajos enfocados en la reducción o el aumento de falanges respecto a la condición plesiomórfica para Squamata, la base de datos resultante es una buena representación de la variabilidad máxima existente en el clado, pero sesgada respecto a las frecuencias de estas variaciones.

Se realizó un relevamiento de los elementos sesamoides: Sesamoide palmar (**SP**), sesamoide axial (**SA**), pisiforme (**P**), sesamoides ventrales y distales de los metacarpales (**SMC**), sesamoides dorsales y distales de las falanges ungueales (**SDD**) y elementos parafalangeales (**EPF**). En los casos de los sesamoides EPF, y SA se indican sólo los casos de presencia dado que son estructuras infrecuentes en Squamata. Respecto a los demás tipos de sesamoides se reportan taxa tanto con presencia como con ausencia de tales estructuras. En el caso de los SP se registró además de la presencia/ausencia, la cantidad en que estos se presentan.

Datos morfológicos. Se midieron las longitudes de cada metacarpal en cada ejemplar. Adicionalmente, se calculó el ángulo de divergencia entre los rayos I y III, y entre los rayos III y V. La medición de esta variable se realizó en la región metacarpal, dado que ésta presenta un

empaquetamiento de tejidos blandos que limitan movimientos laterales de las piezas a este nivel. Russell (1997) utilizó el mismo criterio al restringir la medida de los ángulos de divergencias de los dedos en las patas traseras de lagartijas a la región metatarsal. Estos datos fueron usados también en el capítulo 4.

Análisis de datos

Los datos correspondientes a la muestra mencionada fueron usados de manera diferencial en los distintos análisis que aquí se presentan. Se consideró a cada individuo como unidad de observación. Eventualmente se consideraron sub-conjuntos de la muestra total en función de, por ejemplo, el estado de preservación de cada ejemplar. Así por ejemplo, ejemplares desestimados de análisis referidos a las falanges por haberlas perdido fueron usados en análisis referidos al carpo y metacarpo. En cada caso se indica el subconjunto usado. Los análisis que se presentan se realizaron mayormente a nivel de familia, en cada caso se indica expresamente. Se hicieron análisis a nivel carpo, metacarpo y dígitos. Adicionalmente se consideraron los sesamoides de la mano. En cada una de las regiones de la mano se hizo foco en alguna variable considerada de relevancia funcional para las cuales se exploró su variabilidad.

Carpo. Se calculó la razón entre la longitud del hueso central dividido en su ancho, a este valor se lo denominó: índice del hueso central. Este valor fue promediado por familia y comparado entre éstas. Este índice se calculó dada la evidente variabilidad de esta pieza entre los taxa y dado que sus proporciones han sido asociadas a la prensilidad desde un abordaje cualitativo en Fontanarrosa y Abdala (2014).

Metacarpo. Se presentan proporciones relativas entre los cinco metacarpales promediados por cada una de las familias estudiadas. Este análisis se realizó para indagar sobre la diferenciación de las regiones pre-axial y pos-axial de la mano.

Se calculó la razón entre la longitud del hueso metacarpal más largo dividido en el metacarpal más corto. A este valor se lo denominó **índice metacarpal**. Este valor fue promediado por familia y comparado entre éstas.

Se compararon los ángulos de divergencia entres los pares de rayos I-III y III-V. Concretamente, se compararon sus medias mediante una *prueba t* para muestras pareadas ya que los ángulos I y III y III y V no son independientes, si no que provienen de la misma mano. Dado que los ángulos tienen dimensionalidad 0, esta variable es independiente del tamaño y no debe ser corregida a

la hora de establecer estas comparaciones. Como se menciona en diversas ocasiones en esta tesis, el ángulo de divergencia pre-axial, diferencialmente amplio de la mano de primates y otros tetrápodos ha sido con frecuencia asociado con la prensilidad. La divergencia pre-axial o post-axial no ha sido un aspecto estudiado en lagartijas, aquí se presentan este análisis a modo de establecer bases generales sobre la configuración espacial de la mano en Squamata.

Se calculó el ángulo de divergencia total entre los rayos I y V para cada mano mediante la suma de los ángulos parciales entre los rayos I y III, y III y V. Se evaluó la distribución de ángulos totales para cada una de las familias consideradas mediante gráficos de caja. Se calcularon diferencias de medias y se las comparó.

Se calculó un índice metacarpal dividiendo la longitud del metacarpal más largo en la longitud del metacarpal más corto de la serie. Esta medida se calculó para ser usada como un aproximado de la ecualización metacarpal (el grado de similitud entre las longitudes de los diferentes metacarpales).

Dígitos. Se calcularon los aportes relativos en longitud de cada falange en el dedo IV promedio por cada familia analizada. Este análisis se realizó dado que las proporciones entre falanges han sido frecuentemente utilizadas como indicador de habilidades funcionales de la mano (Kümmell y Frey, 2012b; Fröbisch y Reisz, 2014). Se eligió este dedo por ser el que más falanges presenta y es entonces más informativo. Como en todos los análisis morfométricos aquí realizados, se excluyó la falange ungueal.

Se calculó el número total de variantes a la fórmula falangeal plesiomórfica, como así también las frecuencias de cambios de adición de falanges y de cambios de pérdida de falanges a nivel de especies y de géneros.

Sesamoides de la Mano. Se calcularon las frecuencias de ocurrencia de cada uno de los tipos de sesamoides relevados a nivel de géneros y de especies.

Resultados

Osteología y artrología

Se describen a continuación características generalizadas de cada región.

Carpó

La región **proximal** de la mano correspondiente al **carpo** se dispone entre el antebrazo y los rayos que conformarán cada dedo. El carpo típico se compone de nueve huesos: radial, ulnar, central, cinco carpales distales y el pisiforme (Fig. 1.1). Ventralmente al carpo, usualmente existen uno, dos o más huesos sesamoides palmares. En el clado Gekkota no se observó sesamoide palmar con la única excepción de *Hemidactylus mabouia* (FML 2142-1). Este ejemplar exhibe un sesamoide palmar de tamaño muy reducido de constitución tisular cartilaginosa.

El carpo puede ser dividido espacialmente mediante tres ejes imaginarios paralelos entre sí y perpendiculares al eje próximo-distal del miembro. Un primer eje (a) situado proximalmente atraviesa a los huesos ulnar, pisiforme y radial; un segundo eje (b), posicionado distalmente al anterior atraviesa el hueso central y un tercer eje (c), situado distalmente atraviesa la serie de carpales distales (Fig. 1.1).

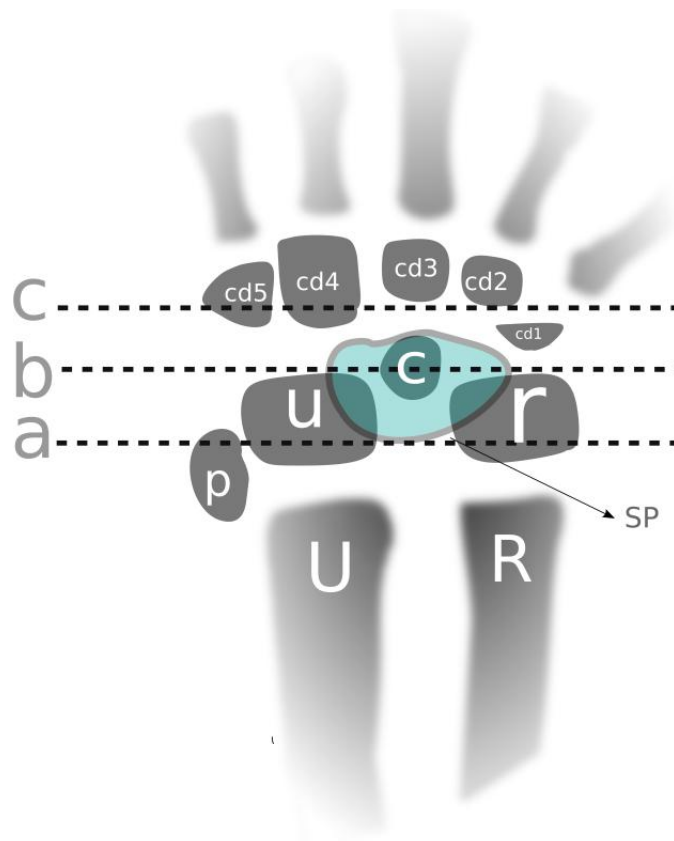


Fig. 1.1. El esquema representa el carpo en vista ventral de la mano derecha de un Squamata típico. Las piezas carpianas se muestran en color gris y en un patrón liso. El sesamoide palmar se muestra en celeste. Los metacarpales y huesos del antebrazo se muestran en un patrón degradado a modo de referencia topológica. En el esquema se trazaron tres ejes imaginarios paralelos entre sí y perpendiculares al eje próximo-distal del miembro a modo de referencias espaciales en el carpo. Un primer eje (**a**) situado proximalmente atraviesa a los huesos ulnar, pisiforme y radial; un segundo eje (**b**), posicionado distalmente al anterior atraviesa el hueso central y una tercera línea situada distalmente atraviesa la serie de carpales distales (**c**). Abreviaturas: **Cd**, carpal distal (1-5); **c**: central; **u**: ulnar; **r**: radial; **R**: radio; **U**: ulna; **p**: pisiforme; **SP**: sesamoide palmar.

El radial es un hueso con una superficie rectangular expuesta dorsalmente. Articula proximalmente con la epífisis distal del radio. En la cara ventral, el radial presenta una estructura prominente en su región **pre-axial**, a esta estructura se la denominó **proceso radial**. Esta estructura

toma formas muy variadas entre los distintos taxa (Fig. 1.2). La porción ventral de la epífisis distal del radio posee una proyección laminar que parece encajar en el espacio entre el radial y el proceso radial. El ulnar es un hueso con una superficie dorsal rectangular, con su eje mayor perpendicular al eje de la mano. Articula con la epífisis distal de la ulna. Dorsalmente presenta un **proceso** que es muy prominente en algunos taxa como en *Anolis* sp. (Fig. 1.3). El central articula proximalmente con el radial y el ulnar y distalmente con los carpales distales I, II, III y usualmente con el carpal distal IV. El carpal distal I es el más pequeño de la serie, con una superficie triangular en vista dorsal, indistinguible en la vista ventral del carpo. Los carpales II y III exhiben superficies cuadrangulares y poseen tamaños similares entre sí, más grandes que el carpal distal I. El carpal distal IV es un hueso rectangular con su eje mayor aproximadamente paralelo al eje de la mano. Este es el más grande de los huesos de la serie de los carpales distales. En su cara ventral distal posee un proceso que también se proyecta ventralmente (Figs. 1.4. A y C). El carpal distal V es triangular, con un tamaño similar al de los carpales II y III. En su cara ventral y en posición distal tiene un proceso que se proyecta ventralmente.

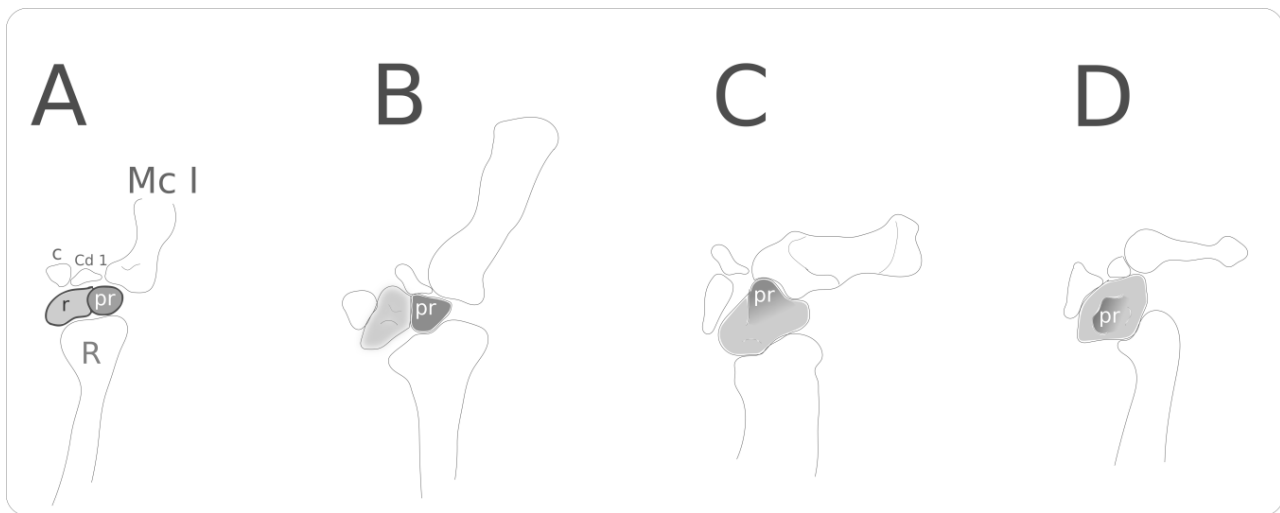


Fig. 1.2. Procesos radiales comparados. La figura muestra al hueso radial con su proceso radial característico en vista ventral junto a elementos asociados a modo de referencia de: **A.** *Liolaemus cuyanus*; **B.** *Mabuya mabouya*. **C.** *Polychrus acutirostris* y **D.** *Phyllopezus lutzae*. La sección transversal del proceso radial expresa formas variables entre cuadrangulares (A, B) a elíptica (C, D). La proporción que implica el proceso radial respecto al hueso radial en términos de superficie es mayor en *M. mabouia* respecto a las demás especies. El proceso radial es proyectado ventralmente (en

A, B y D) o distalmente (en C). Las referencias mostradas en A son equivalentes para B, C y D. **R**: radio; **r**: radial; **pr**: proceso radial; **Cd1**: carpal distal I; **c**: central; **McI**: Metacarpal I.

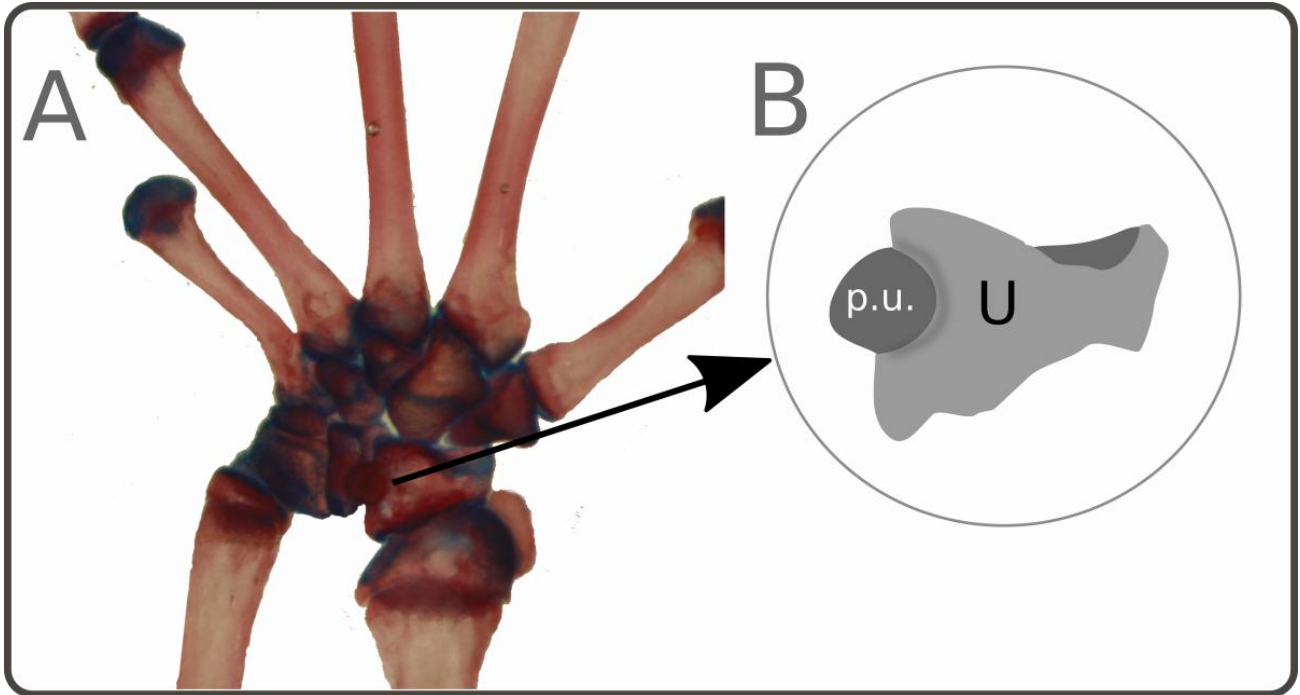


Fig. 1.3. Proceso Dorsal del Ulnar. **A.** Foto del carpo en vista dorsal de la mano derecha de *Anolis* sp. (UIS R 0933) donde se muestra el proceso dorsal del hueso ulnar. **B.** Esquema mostrando en detalle el proceso dorsal del ulnar de la foto A. Abreviaturas: **p.u.**: proceso ulnar; **U**: ulnar.

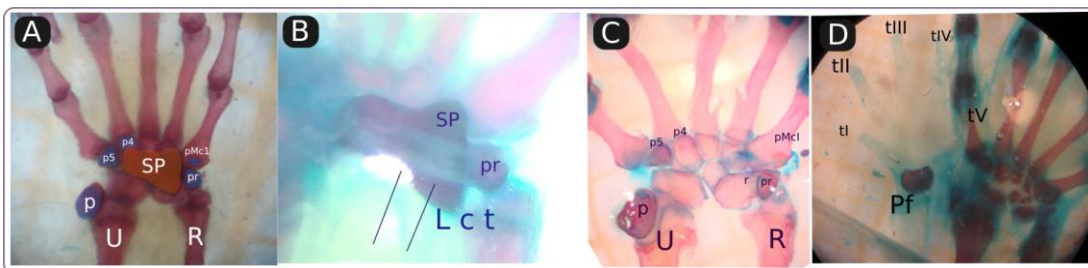


Fig. 1.4. Sesamoide Palmar en el Contexto del Carpo. **A.** Carpo en vista ventral de la mano derecha de *Liolaemus azarai* (UNNEC 09770). En naranja el sesamoide palmar. En morado los procesos y piezas óseas que comparten el plano más ventral del carpo junto con el sesamoide palmar. **B.** Carpo en vista ventral de la mano derecha de *Liolaemus irregularis* (MCN 2443). Se indica con dos líneas paralelas entre sí la presencia del ligamento carpal transversal que se ancla en el proceso radial (cara medial) y en el pisiforme y en los procesos ventrales de los carpales distales 4 y 5. Este discurre ventralmente al sesamoide palmar. **C.** Carpo en vista ventral de la mano derecha de *Liolaemus albiceps* (MCN 1453). En la imagen se marcan con referencias aquellas estructuras que comparten el plano ventral del carpo junto con el sesamoide palmar. Aquí el sesamoide palmar fue removido de manera que es posible observar las piezas carpianas que este obstruye. **D.** Carpo ventral de la mano derecha de *Physignathus cocincinus* en el que se ha removido la placa flexora que incluye al sesamoide palmar. Abreviaturas: **U:** Ulna; **R:** Radio; **p:** pisiforme; **pr:** proceso radial; **p5:** proceso ventral del carpal distal 5; **p4:** proceso ventral del carpal distal 4; **SP:** Sesamoide palmar; **Lct:** ligamento carpal transversal; **pMcI:** proceso ventral del McI. **tI-tV:** tendones flexores de los dedos I a V; **Pf:** placa flexora.

El pisiforme es un hueso de forma ovoide que articula con la epífisis distal de la ulna y con el ulnar. Se posiciona ventralmente con respecto a estos huesos, ocupando un plano distinto. Esta pieza está íntimamente ligada al tendón del músculo flexor carpi ulnaris.

El radial y el carpal I forman una cavidad que aloja la epífisis proximal del primer metacarpal. El proceso radial, junto con los procesos del carpal distal IV y V, se proyecta ventralmente de modo que comparten el plano ventral ocupado por el hueso pisiforme y el hueso palmar. Proximalmente, entre el pisiforme y el proceso radial, y distalmente, entre los procesos del carpal distal IV y V, se configura un anillo irregular en cuyo centro queda alojado el sesamoide palmar (Fig. 1.3).

Cada uno de los carpales distales articula distalmente con un metacarpal, constituyendo las articulaciones carpo-metacarpales. Éstas se establecen en una relación biunívoca, excepto el McI que no sólo articula con el carpal distal respectivo sino también con el radial. La serie de articulaciones carpo-metacarpo delimitan la **línea carpo-metacarpal** (Fig. 1.5). La línea carpo-metacarpal es levemente asimétrica según el eje medio de la mano, dado que sus piezas **post-axiales** se ubican más distalmente que las **pre-axiales**. Con respecto a la línea carpo-metacarpal, se observa que el

metacarpal I presenta una epífisis proximal notablemente mayor y ubicada más proximalmente en relación a la de los otros metacarpales.

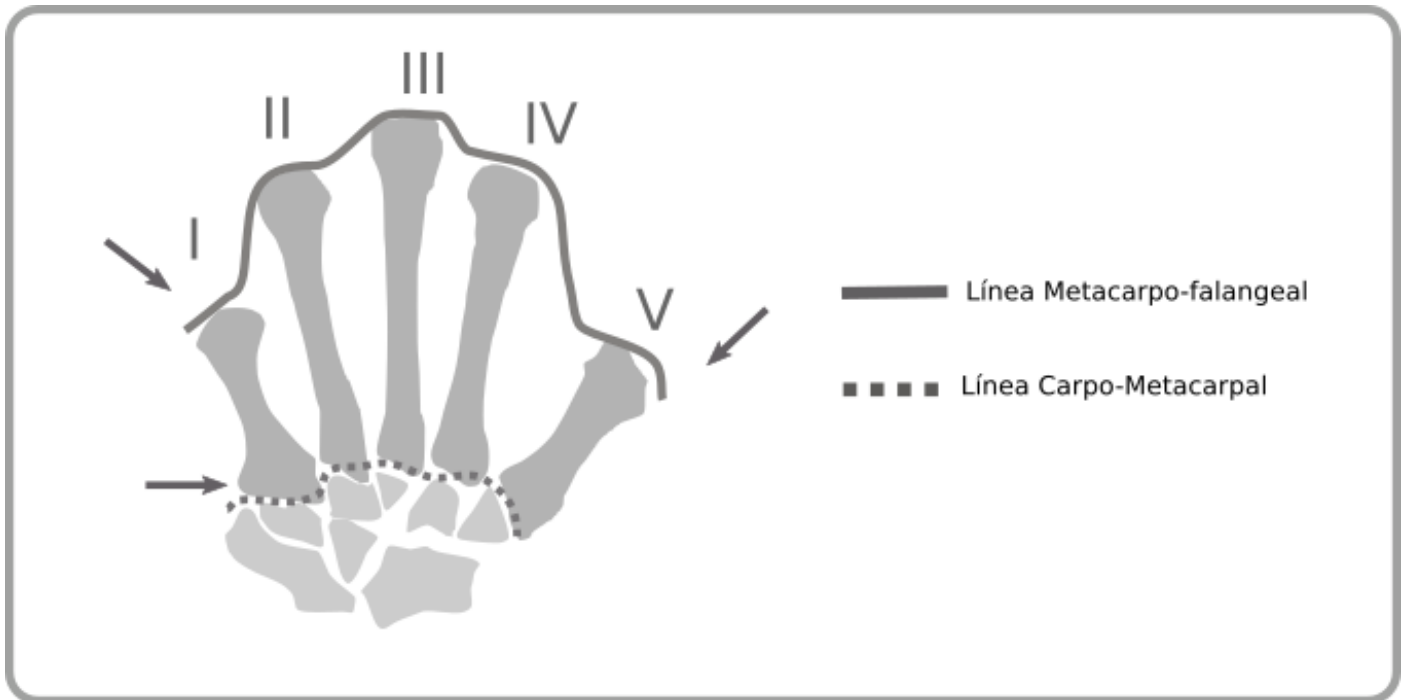


Fig. 1.5. Líneas Carpo-metacarpo y **Metacarpo-falangeal**. La figura muestra un esquema basado en el carpo y metacarpo de la mano derecha en vista dorsal de *Phymaturus* sp. Se observa en línea de puntos la figura que describe la serie de articulaciones carpo metacarpales en la que se puede apreciar que la articulación carpo-metacarpal correspondiente al McI está posicionada mucho más proximalmente que las demás articulaciones de la serie. Con una línea completa se observa la figura que describe la serie de articulaciones metacarpo-falangeales. En este caso se hace evidente la condición mesaxónica del metacarpo. La línea metacarpo-falangeal es escalonada y crece desde el **rayo I** al III y luego decrece hacia el V. Las flechas muestran los escalones más abruptos en ambas líneas.

Índice del Hueso Central. En la Figura 1.6 se muestra gráficos de caja realizados en base a los valores del índice del hueso central (la razón de su longitud sobre su ancho) para cada una de las familias consideradas. Entre las familias con medias aritméticas más bajas se encuentran: Varanidae, Gymnophthalmidae, Scincidae, Teiidae y Liolaemidae, todas éstas con valores del índice del hueso

central entre 1 y 1,5 correspondiendo a formas desde isodiamétricas a sutilmente alargadas próximo-distalmente. Entre las familias con valores más elevados de este índice se encuentran Dactyloidae, Diplodactylidae, Gekkonidae y Polychrotidae, todas éstas con valores del índice mayor a 2, correspondiendo a formas marcadamente alargadas próximo-distalmente. Este índice se calculó dada la evidente variabilidad de esta pieza entre los taxa (Figura 1.7).

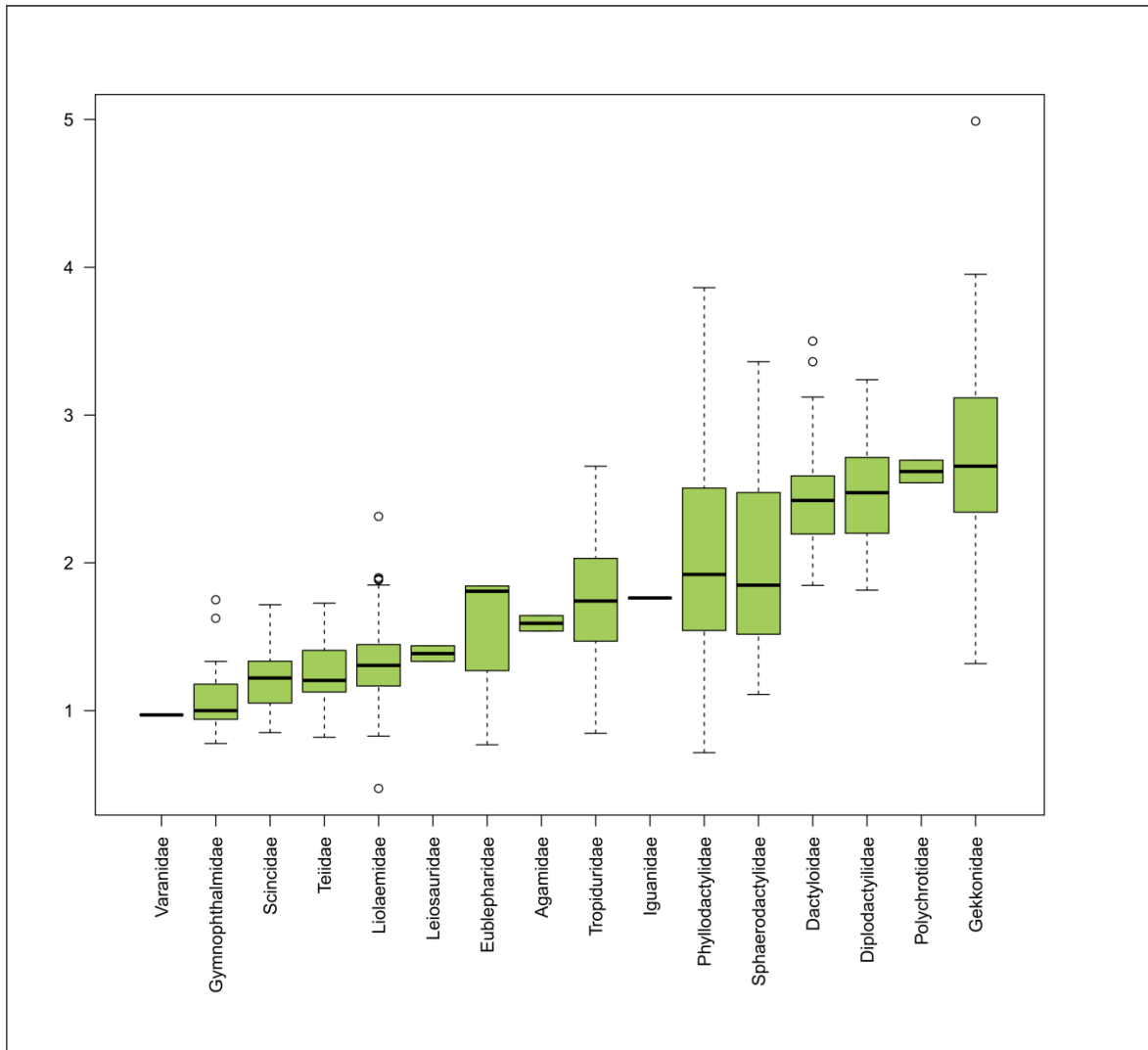


Fig. 1.6. Gráficos de Caja del Índice del Hueso Central por Familia. Cada caja informa sobre la distribución de los valores de la variable. Desde el centro hacia los márgenes: la línea media de la caja representa la media aritmética; los límites de la caja demarcan el rango de valores entre el 1er y 3er cuartil. En el eje horizontal se disponen las familias ordenadas en forma creciente tomando como

referencia las medias aritméticas del índice del hueso central. Entre las familias con medias aritméticas más bajas se encuentran: Varanidae, Gymnophthalmidae, Scincidae y Teiidae. Entre las familias con medias aritméticas más altas se encuentran Dactyloidae, Polychrotidae, Diplodactylidae y Gekkonidae.

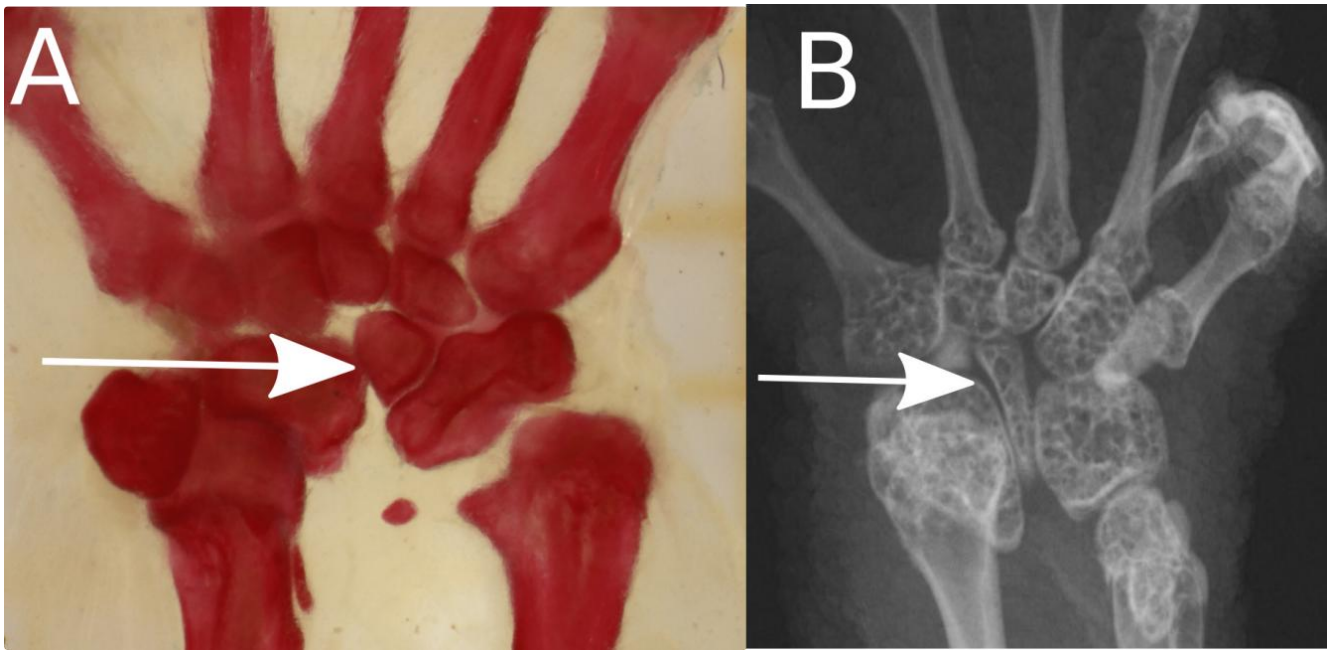


Fig. 1.7. Huesos Centrales Comparados. **A.** Región ventral del carpo de la mano derecha de *Cnemidophorus lemniscatus* (UIS 2104) (Teiidae), sometido a diafanización y tinción diferencial. La flecha indica el hueso central cuyo índice es cercano a uno. **B.** Región ventral del carpo de la mano izquierda de *Hoplodactylus duvauceli* (USNM 209587) (Diplodactylidae) radiografiado. La flecha indica el hueso central cuyo índice es mayor a dos.

Articulaciones antebrazo-carpo. En Squamata el carpo se vincula con el antebrazo a través de dos articulaciones: la articulación Radio-radial y la articulación Ulna-ulnar. La epífisis distal del radio presenta en su cara distal un canal que se dirige desde la región pre-axial a la post-axial. Ese canal es una concavidad en la que se aloja el radial. La longitud del radial desde la cara ventral del carpo hacia

la cara dorsal del mismo es suficientemente pequeña como para encajar en el ancho dorso-ventral del canal del radio, esto correspondería a una articulación de tipo elipsoide. La epífisis distal de la ulna es mucho más grande que la epífisis del radial, marcadamente globosa y convexa distalmente. El ulnar es marcadamente convexo en su cara proximal, de manera que entre ambos se establece una articulación de tipo elipsoide.

Articulaciones inter-carpianas. Las superficies articulares de las piezas carpianas son aproximadamente planas. El carpo exhibe un complejo sistema muy interconectado de huesos que se vinculan entre sí mediante articulaciones planas limitando mutuamente sus movimientos. Los elementos del arco de los carpales distales parecen conformar una estructura muy estable sin movimientos significativos entre sus piezas.

Cada elemento de la serie de los carpales distales articula con el vecino. Así entre carpales distales hay cuatro articulaciones, todas planas. Adicionalmente los carpales distales articulan con elementos proximales del carpo. El CdI articula con el radial y el central (dos articulaciones); el CdII articula con el central (una articulación); el CdIII articula con el central (una articulación); el CdIV articula con el ulnar (una articulación) y el CdV articula con el ulnar (una articulación). De esta manera en el carpo hay nueve articulaciones entre las piezas que lo componen (Fig. 1. 7.B).

Metacarpo

La región metacarpiana comprende cinco huesos largos situados entre el carpo y los dígitos, éstos se designan como I a V desde la región pre-axial a la post-axial. Se caracterizan por estar empaquetados de manera conjunta por tejidos blandos sin individualizarse como ocurre en los dedos. Esto corresponde externamente a la mayor parte de la superficie de la palma y del dorso de la mano. Los espacios delimitados entre los sucesivos metacarpales se denominan espacios inter-óseos. Los cinco metacarpales poseen características anatómicas básicas similares. Cada uno de ellos articula proximalmente con un carpal distal (articulaciones carpo-metacarpales) y distalmente con una falange basal (articulaciones metacarpo-falangeales) (Fig. 1.5). En los Squamata, los metacarpales son de mayor longitud que cualquiera de las falanges en un dedo dado.

Por su condición de hueso largo, cada metacarpal posee tres partes distinguibles: una diáfisis o cuerpo y una epífisis hacia cada extremo. Las epífisis tienen diámetros mayores a las diáfisis e incluyen las superficies articulares involucradas en las articulaciones carpo-metacarpo y metacarpo-falangeales. Cada una de las epífisis proximales de los metacarpales I- V en su vista dorsal presenta un

proceso dorsal aguzado que se proyecta hacia la región distal. En éstos se insertan los tendones de los músculos de los dedos I-V (Fig. 1.8). Las diáfisis son un eje que típicamente consiste en la porción de mayor longitud del hueso. Su diámetro disminuye desde los extremos hacia la porción central.

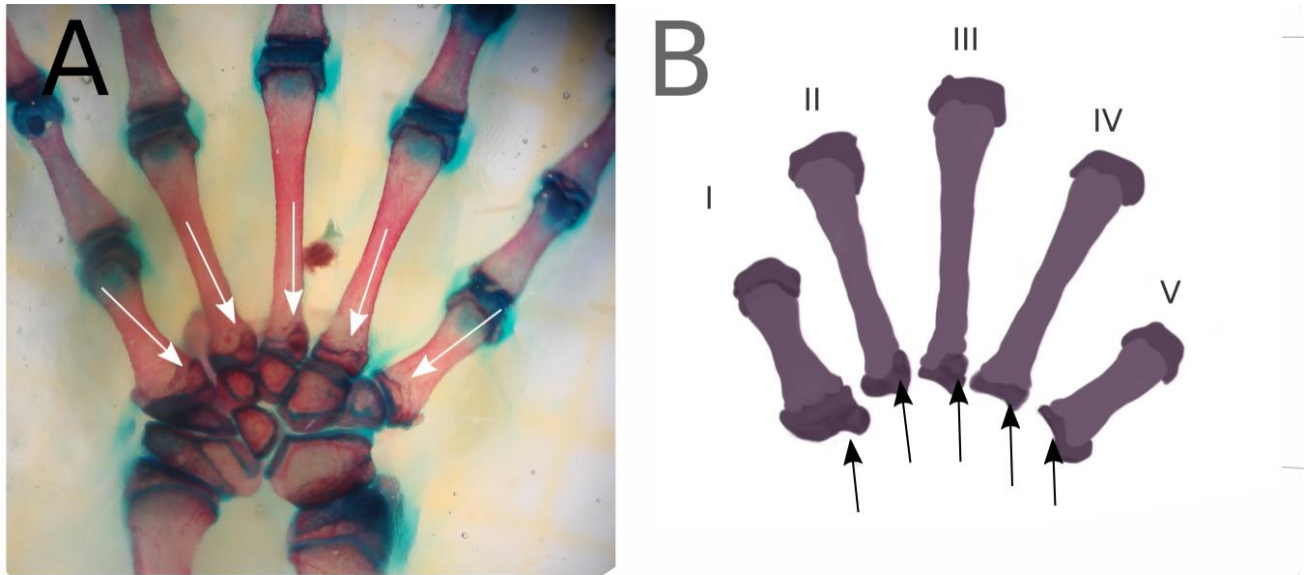


Fig. 1.8. Anatomía General del Metacarpo. **A.** Fotografía de la región carpiana y metacarpiana en vista dorsal de la mano derecha de *Liolaemus multicolor* FML 1539-6 sometido a la técnica de diafanización y tinción diferencial de tejidos. Las flechas indican procesos dorsales en las epífisis proximales donde se anclan tendones extensores de los dedos. **B.** Esquema basado en A. ampliado y restringido únicamente a los metacarpales. Las flechas indican procesos dorsales en las epífisis proximales donde se anclan tendones extensores de los dedos.

Articulaciones carpo-metacarpo (Fig. 1.9). Las articulaciones carpo-metacarpo son, como ya se mencionó, aquellas que vinculan la fila de los carpales distales con los metacarpales. Las epífisis proximales de los metacarpales I a V difieren entre sí. Las epífisis de los McI y V son proporcionalmente mayores respecto a sus equivalentes en los McII, III y IV. La epífisis proximal del McI es robusta y está notablemente más desarrollada respecto a sus equivalentes en los McII a V. La epífisis proximal del McI establece la relación con el carpo a través de una morfología particularmente compleja. Esta epífisis se aloja en una concavidad distal que exhibe el hueso radial. Esta exhibe una morfología similar a una articulación de tipo elipsoide, sin embargo, sólo en la vista dorsal, parece estar involucrado el CdI, lo que dificulta la clasificación de esta articulación.

La epífisis proximal del McII presenta su cara proximal con una superficie irregular y relativamente plana. El McII articula proximalmente con el CdII, y hacia los lados con las epífisis de los McI y III. Esta representaría una articulación plana.

La epífisis proximal del McIII presenta su cara proximal aproximadamente plana y articula proximalmente con el CdIII, y hacia los lados con las epífisis de los McII y IV. Representaría una articulación plana.

La epífisis proximal del McIV es robusta y presenta su cara proximal aproximadamente cóncava. Articula proximalmente con el CdIV. Lateralmente está libre de articulaciones con sus metacarpales vecinos. Representaría una articulación de tipo plana.

La epífisis proximal del McV es marcadamente cóncava proximalmente. El CdV con el que articula presenta su cara distal marcadamente convexa, entre ambos huesos se establece una articulación de tipo elipsoide (Fig. 1.9. B).

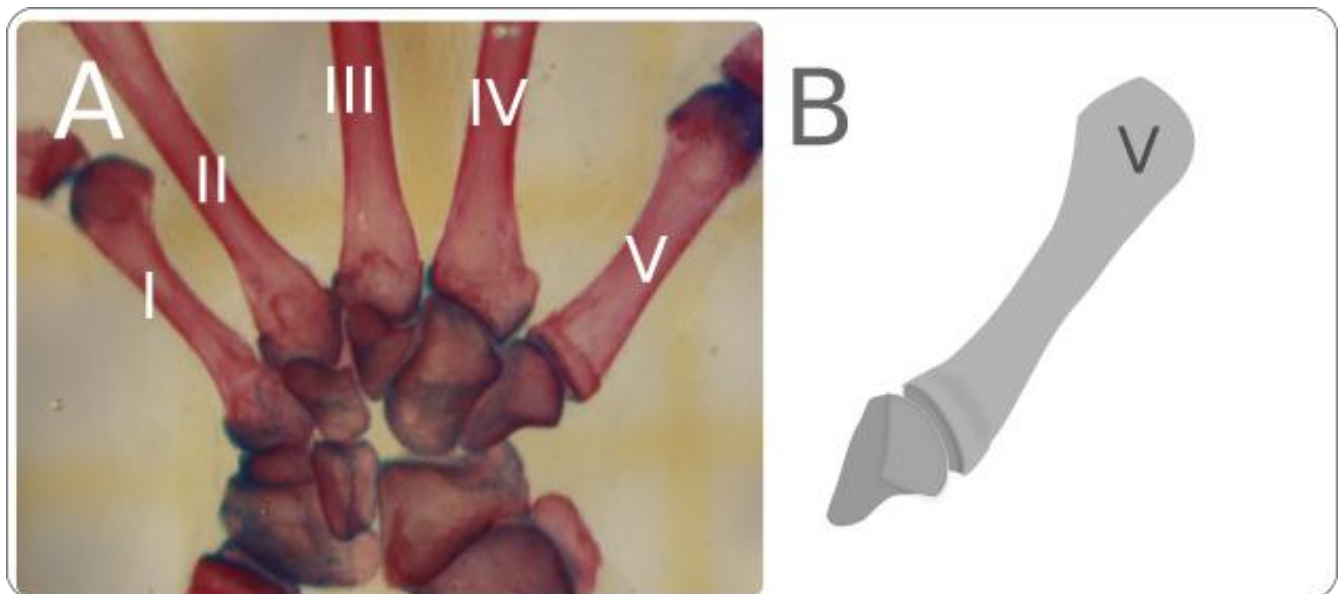


Fig. 1.9. Articulaciones Carpo-metacarpo. **A.** Fotografía de la región carpiana y región proximal del metacarpo de la mano derecha en vista dorsal de *Anolis* sp. (UIS 1187) en el que se observan todas las articulaciones carpo-metacarpales. Las correspondientes a los rayos I-IV son de tipo planas. Se observa que las superficies articulares son de los carpales distales y los metacarpales no son perfectamente planas sino complejas y aparentan limitar los movimientos de esta articulación. **B.** Esquema de la articulación carpo-metacarpal del rayo V. Se observa que el carpal distal V exhibe su

superficie distal marcadamente redondeada, mientras que el McI muestra epífisis proximal cóncava, razón por la cual es una articulación de tipo elipsoide.

Articulaciones metacarpo-falangeal (Fig. 1.10). Las epífisis distales de los metacarpales presentan una superficie elongada (latero-medialmente) y convexa. Cada una de ellas articula con la epífisis proximal de la falange respectiva cuya superficie es elongada y cóncava. Esta condición implica que las articulaciones metacarpo-falangeales en Squamata son de tipo elipsoide. Las correspondientes a los rayos II, III y IV se clasifican como elipsoide comprimida, una variante entre las articulaciones elipsoides (Kümmell y Frey, 2012a). Esto significa que los dedos pueden moverse con respecto a los metacarpales según dos grados de libertad, dado que la articulación elipsoide es bi-axial. Los movimientos permitidos son los de abducción-aducción y flexión-extensión (Fig. 1.10.B).

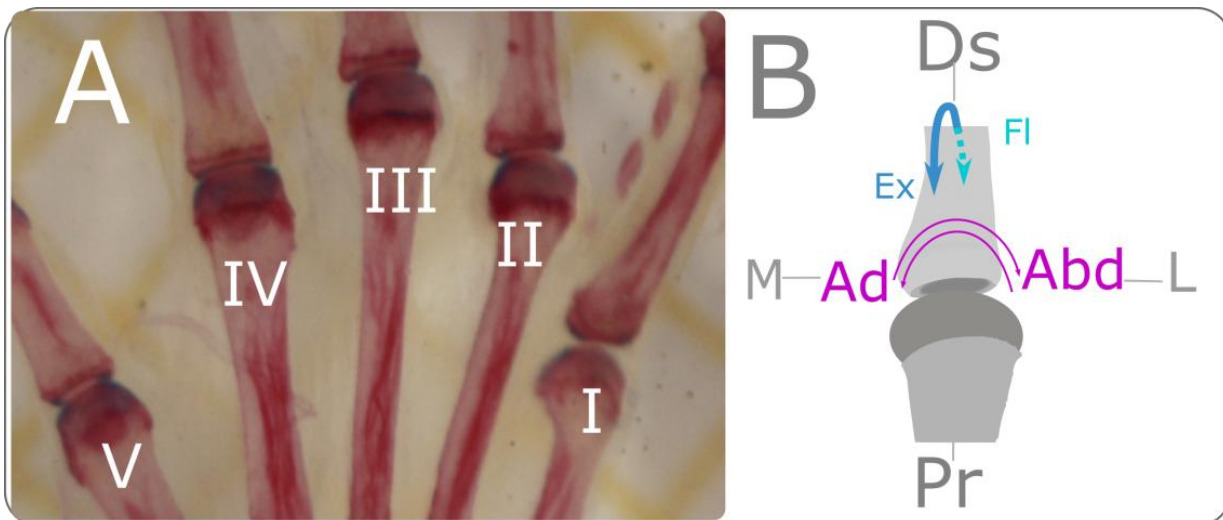


Fig. 1.10. Articulaciones metacarpo-falangeales. **A.** Foto de la región metacarpal en vista ventral de la mano izquierda de *Mabuya* sp. (UIS 316). Se observan las articulaciones metacarpo-falangeales. Todas corresponden al tipo elipsoide. **B.** Esquema de la tercera articulación metacarpo-falangeal de A en la que se muestran los dos ejes de movimiento de esta articulación bi-axial con doble-flechas. Los movimientos habilitados por esta articulación son flexión-extensión y abducción-aducción. Abreviaturas: **Ds**: Distal; **Pr**: Proximal; **L**: Lateral; **M**: Medial; **Abd**: Abducción; **Ad**: Aducción; **FI**: Flexión; **Ex**: Extensión.

Proporciones entre Metacarpales e Índice Metacarpal (Fig. 1.11 A-E). La Fig. 1.11 representa las proporciones de las longitudes de los metacarpales I-V por familia. Cada línea resulta de haber promediado los valores de los especímenes correspondientes. Las familias fueron agrupadas según afinidad filogenética de mayor jerarquía. Iguania (A); Gekkota (B); Scincoidea + Teioidea (C); Anguimorpha (D); Amphisbaenia (E). Adicionalmente, la figura incluye el índice metacarpal (índice Mc) que se calculó para cada familia. Este índice es la longitud del metacarpal más largo dividido en la longitud del metacarpal más corto. Este índice otorga una medida sobre las proporciones generales del metacarpo.

En las familias estudiadas el McIII es el de mayor longitud con la excepción de Bipedidae. En Iguania (Fig. 1.11.A), a excepción de Chamaeleonidae, el McIII es seguido por el IV, luego el II, luego el I y por último el McV. En camaleones, los McIII y McIV son virtualmente idénticos en longitud y los más largos. Los demás metacarpales se ordenan de la misma manera en que lo hacen en otras familias.

Respecto al índice metacarpal, en Iguania varía entre 2,0 (Tropiduridae y Agamidae) y 4,01 (en Dactyloidae). Es importante notar que en la mayoría de las familias de Iguania el índice adquiere valores entre 2 y 3, de manera que el valor en Dactyloidae es particularmente alto.

En Gekkota (Fig. 1.11. B) el McIII es el de mayor longitud y el McV el de menor longitud. En Phyllodactylidae, Gekkonidae y Eublepharidae el segundo en longitud es el McII, seguido del McI, McIV y por último el McV. A diferencia de Eublepharidae, en Phyllodactylidae y Gekkonidae las diferencias de tamaño no son muy pronunciadas. En Diplodactylidae el segundo en longitud es el McI, seguido del McIV, McII y por último el McV. En Sphaerodactylidae el segundo en longitud es el McIV, seguido del McII, Mc I y por último el McV.

El índice metacarpal en Gekkota varía entre 1,4 en Diplodactylidae y 2 en Gekkonidae.

En Scincoidea y Teioidea (Fig. 1.11. C.), el McIII es el de mayor longitud. En Scincidae y Gymnophthalmidae el segundo en longitud es el McIV. En estas dos familias el siguiente Mc en longitud es el McII. En Teiidae, el segundo en longitud es el McII y el tercero el McIV. En las tres familias aquí incluidas el cuarto metacarpal en términos de longitud es el Mc II y por último el Mc V. En Gymnophthalmidae el McI y McV son muy parecidos en longitud, sin embargo el McV es el más corto de la serie. El índice metacarpal en Scincoidea y Teioidea varía entre 1,8 en Scincidae y 2,1 en Gymnophthalmidae.

En Bipedidae (Fig. 1.11. D.), el McII es el de mayor longitud, los siguientes en orden descendente son los metacarpales III, I, IV y por último el V. El índice metacarpal en Bipedidae es de 1,4.

En Anguimorpha, representado por Varanidae (Fig. 1.11.E) el McIII es el de mayor longitud. Los siguientes, en orden descendente, son los metacarpales IV, II, I y por último el V. Los McII, III y IV son bastante similares entre sí y la diferencia de tamaño respecto al I y al V es pronunciada. El índice metacarpal de Varanidae es de 1,6.

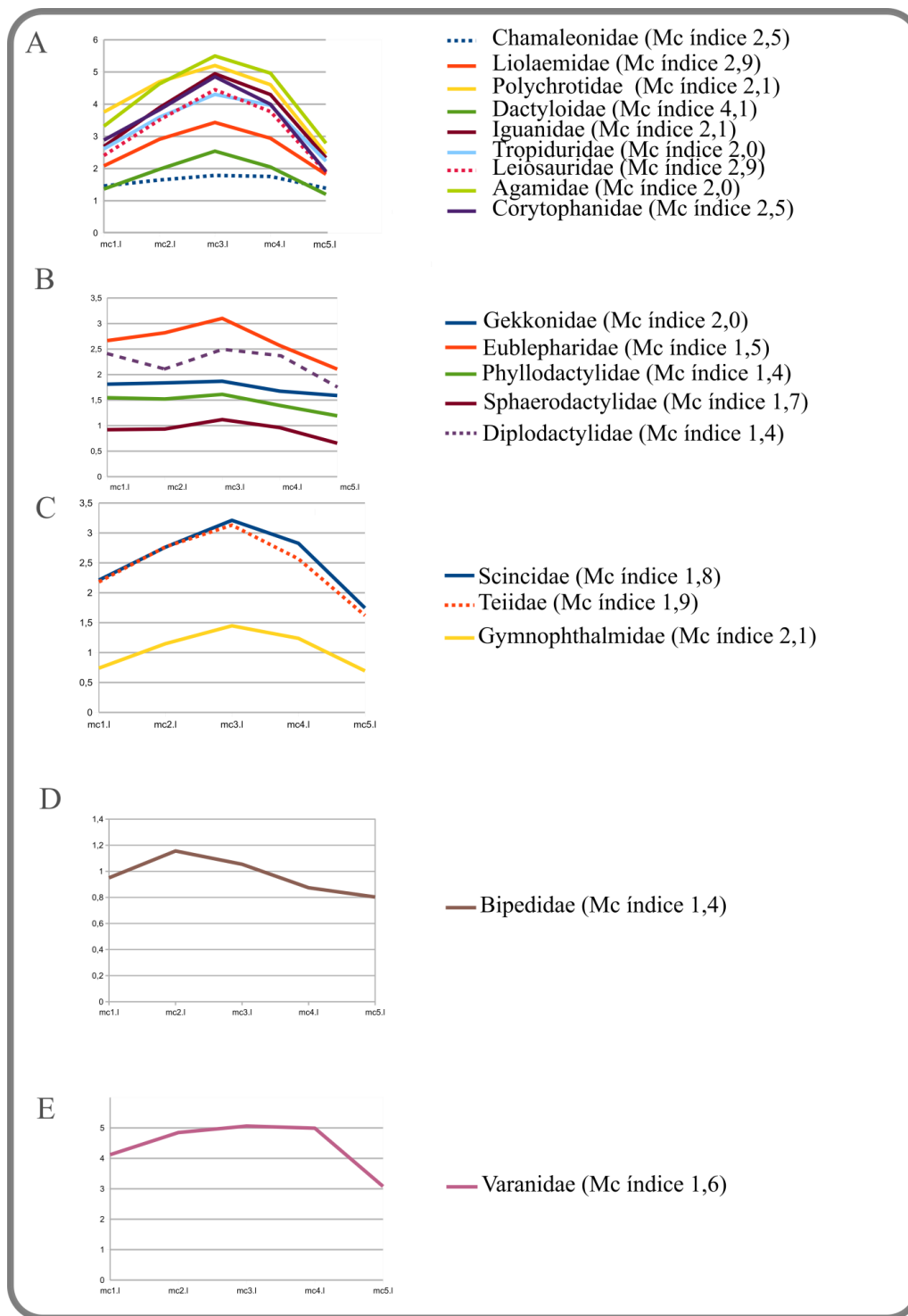


Fig. 1.11. Proporciones entre Metacarpales e Índice Metacarpal. Se presentan cinco gráficas A-E en cada una de las cuales se presenta información de familias de Squamata agrupadas según su afinidad filogenética. Cada gráfica muestra la longitud (eje Y) de los cinco metacarpales. Estas longitudes

están promediadas por familia. Adicionalmente se incluye el valor del índice metacarpal (longitud del metacarpal de mayor longitud dividido en la longitud del más corto) calculado para cada familia. **A.** Iguania; **B.** Gekkota; **C.** Scincoidea + Teioidea; **D.** Amphisbaenia; **E.** Varanoidea.

Ángulos de Divergencia de entre los Metacarpales I y V en Squamata. El arreglo espacial de los metacarpales entre sí determina el ángulo de divergencia de los dedos. Los metacarpales se disponen en un rango de configuraciones desde sub-paralelos entre sí a muy divergentes, condición en que los ángulos entre los metacarpales son mayores. Para Squamata, la media aritmética del ángulo de divergencia entre los rayos I y III es de $33^{\circ}, 76'$, mientras que la media aritmética para el ángulo de divergencia entre los rayos III y V es de $43^{\circ}, 69'$. La diferencia entre ambos ángulos es de 10° (prueba t para datos pareados. Valor $t = -14.298$, g.l. = 422, $p < 2.2e-16$).

Ángulos de divergencia entre los Metacarpales I y V por Familias de Squamata (Fig. 1.12). En todo Squamata los ángulos de divergencia de los rayos, desde el 1er hasta el 5to, varían entre unos 50° y 130° grados si se consideran los promedios de las familias. De las 19 familias incluidas en este análisis, 16 poseen ángulos de divergencia entre los 50° y 100° (84% de las familias).

Entre las familias con medias aritméticas más bajas para el ángulo de divergencia se encuentran: Iguanidae, Varanidae y Tropiduridae, con valores promedios en torno a los 50° . Entre las familias con medias aritméticas más altas para el ángulo de divergencia se encuentran Dactyloidae, Chamaeleonidae y varias familias de Gekkota con promedio cercanos a 100° y mayores. Con valores intermedios se encuentran Liolaemidae, Polychrotidae, Sphaerodactylidae y Agamidae en torno a los 50° . Las familias con valores más altos de ángulos de divergencia, presentan además mayor dispersión de los datos siendo Phyllodactylidae y Gekkonidae especialmente dispersos.

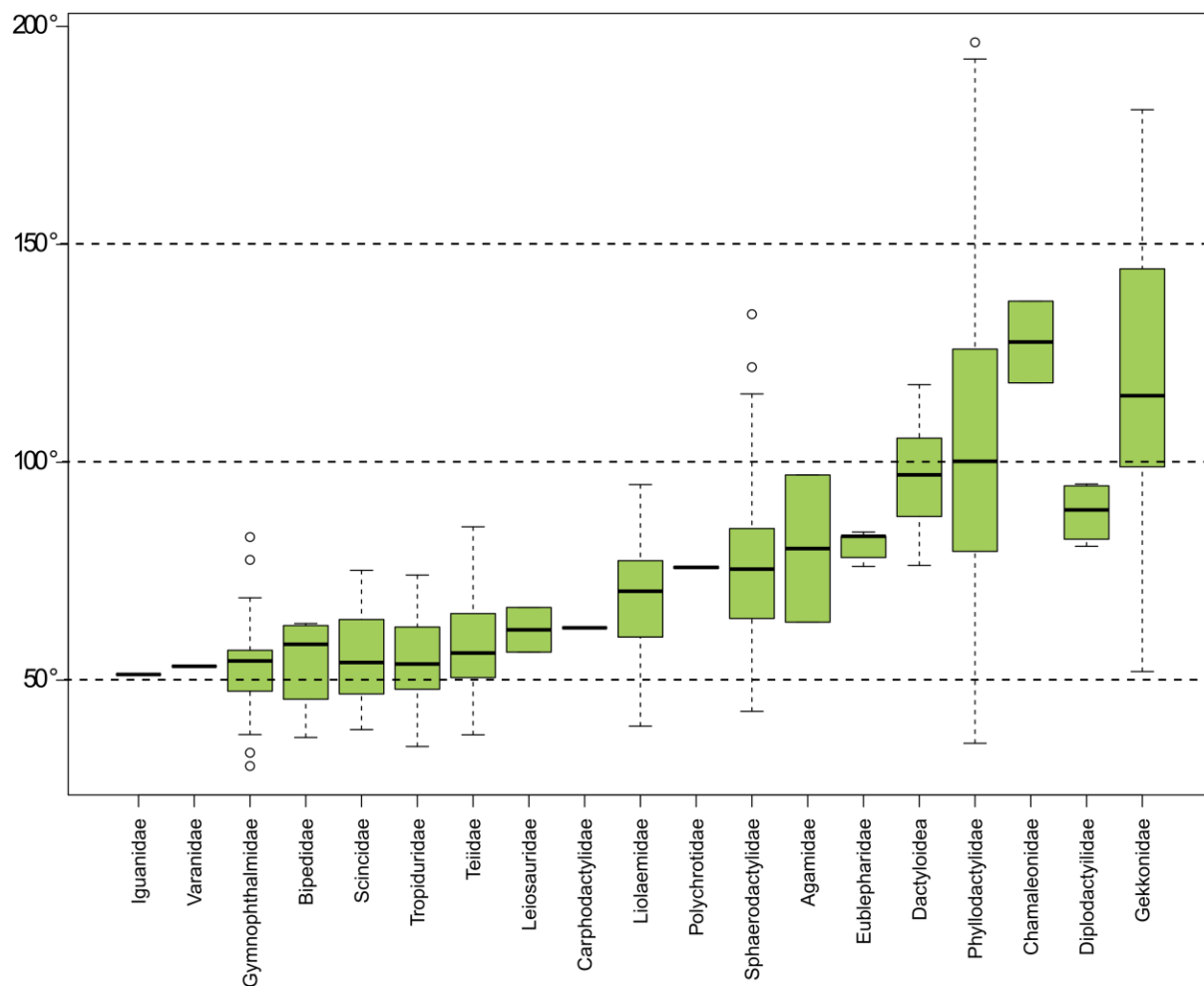


Fig. 1.12. Ángulo de divergencia entre los dedos I y V por Familia. La figura muestra un gráfico de caja de los ángulos de divergencia entre los rayos I y V por cada una de las familias muestreadas. Cada caja informa la distribución de los valores de la variable. Desde el centro hacia los márgenes la línea media de la caja representa la media aritmética; los límites de la caja demarcan el rango de valores entre el 1er y 3er cuartil. En el eje horizontal se disponen las familias. Entre las familias con medias aritméticas más bajas se encuentran: Iguanidae, Varanidae y Tropiduridae; entre las familias con medias aritméticas más altas se encuentran Dactyloidea, Chamaeleonidae y varias familia de Gekkota.

Falanges

Un Squamata típico presenta 17 falanges distribuidas entre los cinco dedos con la fórmula falangeal 2-3-4-5-3 como ya se mencionó. En una misma mano es posible distinguir dos tipos básicos de falanges: las pre-ungueales y las ungueales. Las falanges pre-ungueales son huesos largos según el criterio geométrico (Fig. 1.13). Cada una de ellas presenta, en vista dorsal del extremo distal, un surco o canal que se encuentra rodeado hacia la cara medial y lateral por prominencias en forma semiesférica, cada una de ellas con una leve concavidad hacia las caras medial y lateral respectivamente. Estas prominencias son **cóndilos** pares de la falange. El extremo distal en vista ventral presenta un surco, pero éste es más amplio y poco profundo que el correspondiente surco en vista dorsal. Hacia las caras lateral y medial, el amplio surco ventral está rodeado de los cóndilos que fueron descriptos para la parte dorsal que alcanzan levemente la región ventral. En el extremo proximal desde una vista dorsal se observa que sobre la línea media del hueso existe una leve proyección hacia la región proximal que se inserta en el surco distal de la falange contigua proximalmente. Ventro-proximalmente la falange presenta asimismo una proyección que se dirige a la región proximal pero notablemente más ancha y larga que su equivalente en la vista dorsal. Esta proyección ventro-proximal se extiende más allá que la longitud de la falange y se aloja en el amplio surco ventral de la falange contigua proximalmente. La diáfisis de las falanges pre-ungueales es la porción central de la falange en sentido próximo-distal. La diáfisis es aproximadamente cilíndrica y su diámetro es típicamente menor al diámetro de los extremos, siendo el centro de la diáfisis la porción con menor diámetro ya que este disminuye desde ambos extremos hacia el centro. Esta porción exhibe una superficie dorsal levemente cóncava, mientras que en la cara ventral presenta una superficie aplanada.

Las falanges ungueales son las que, junto con el capuchón de queratina que las cubre, forman la garra. Mediante su extremo proximal articulan con la última de las falanges pre-ungueales. Su extremo proximal se asemeja al de las falanges pre-ungueales de manera que permiten movimientos de flexión ventral. Las falanges ungueales exhiben un proceso de adelgazamiento distal sumado a una curvatura disto-ventral. Típicamente, el capuchón de queratina que cubre a la falange ungueal excede en longitud a la misma.

Articulaciones inter-falangeales (Fig. 1.13).

Entre falanges sucesivas se establece una articulación uni-axial en bisagra que permite los movimientos de flexión-extensión. La articulación implica que la proyección dorso-proximal de una de las falanges involucradas, se inserte en el surco dorso-distal de la falange contigua proximalmente. Ventralmente, la proyección ventro-proximal se aloja asimismo en el amplio surco ventro-distal de la falange contigua proximalmente. Los movimientos de flexión ocurren en ángulo mayor, mientras que la extensión se ve notablemente limitada. Esto se debe a la asimetría existente entre la cara ventral y dorsal. En la articulación inter-falangeal que involucra a la falange ungueal, dorsalmente y en relación al tendón extensor del dedo, se presenta un pequeño sesamoide que será descripto más adelante.

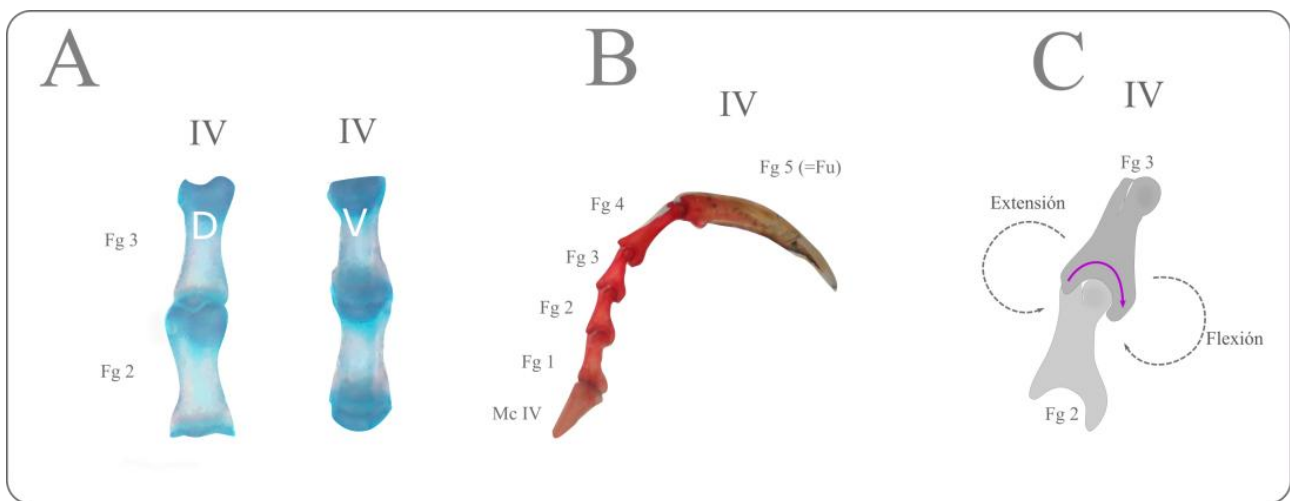


Fig. 1.13. Morfología General de las Falanges y Articulaciones Inter-falangeales. **A.** Falanges II y III de *Liolaemus chacoensis* sometido a diafanización y tinción diferencial de tejidos en vista dorsal y ventral. Dorso-distalmente presentan dos expansiones globosas hacia lateral y medial respectivamente (cóndilos). Entre ambos cóndilos se presenta un surco medial. Dorso-proximalmente, cada una de ellas exhibe una prominencia única en cuyo ápice se dirige a la región proximal. Esta prominencia queda alojada en el surco medial de la falange contigua (proximal). Ventro-distalmente se observa la expansión de los mismos cóndilos dorsales, que dejan entre ambos un surco medial mucho más ancho y plano que el surco dorsal. Ventro-proximalmente exhiben una prominencia con forma de lengüeta que se dirige hacia la región proximal y se dispone sobre el amplio surco de la falange contigua (proximal). **B.** Dedo IV de *Cnemidophorus* (=Ameivula) cf. *abalosi* (UNNEC 9766) en vista lateral. Se muestra la articulación metacarpo-falangeal y las inter-falangeales incluyendo la articulación terminal. En esta vista se puede observar como los cóndilos

distales de cada falange se inserta entre la prominencia ventral y dorsal de la falange contigua (distal). C. Esquema basado en la segunda y tercera falange de B. en la que se muestra la articulación en bisagra que se establece entre ambas y los movimientos de flexión-extensión que esta articulación permite. Abreviaturas: **D**: Dorsal; **V**: Ventral; **McIV**: Metacarpal IV; **Fg 1**: Falange 1; **Fg 2**: Falange 2; **Fg 3**: Falange 3; **Fg 4**: Falange 4; **Fg 5**: Falange 5; **Fu**: Falange ungueal.

Relevamiento de Fórmulas Falangeales (Tabla 1.4). La fórmula falangeal predominante en Squamata es 2-3-4-5-3. La Tabla 1.4 muestra los registros de fórmula falangeal de 266 especies correspondientes a 117 géneros y 21 Familias.

Frecuencias de reducción/incrementos de falanges. De un total de 21 familias consideradas 4 (19,04 %) presentaron aumento en número de falanges, mientras que 11 familias (52,38 %) presentaron reducción en número de falanges. De los 117 géneros considerados, 13 de ellos (11,11%) presentan un aumento en el número de falanges respecto de la condición plesiomórfica (2-3-4-5-3) mientras que 61 géneros (52,13%) presentan disminución respecto de la condición plesiomórfica. De las 266 especies consideradas, en 18 (6,7%) hubo aumento del número de falanges, mientras que en 92 especies (34, 58%) hubo disminución en el número de falanges respecto a la condición plesiomórfica. En 4 especies correspondientes a 4 géneros (*Platecarpus tympaniticus*, *Bipes biporus*, *Chondrodactylus angulifer* y *Colopus wahlbergii*) hubo co-ocurrencia de aumentos y disminuciones en el número de falanges con respecto a la condición plesiomórfica.

Tabla 1.4

Taxa	Fórmula falangeal	P o Δ	Referencia
GEKKOTA			
Gekkonidae		P y Δ	
<i>Afroedura transvaalica</i>	2-3-4-5-3	P	GF, Haacke (1976b)
<i>Chondrodactylus angulifer</i>	3 -3-4- 4 -3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Chondrodactylus bibronii</i> (<i>Pachydactylus bibronii</i>)	3 -3-4-5-3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Christinus marmoratus</i> (<i>Phyllodactylus marmoratus</i>)	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Cnemaspis africanus</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Cnemaspis spinicolis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cnemaspis annularis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cnemaspis kandiana</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cnemaspis podihuna</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cnemaspis tropidogaster</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Colopus kochii</i> (<i>Pachydactylus kochii</i>)	3 -3-4-5-3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Colopus walhbergii</i>	3 -3-4- 4 -3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Cyrtodactylus agusanensis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cyrtodactylus caspius</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cyrtodactylus condorensis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cyrtodactylus fedtschenkoi</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cyrtodactylus intermedius</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cyrtodactylus loriae</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cyrtodactylus malayanus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cyrtodactylus marmoratus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cyrtodactylus</i> <i>montiumsalsorum</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cyrtodactylus papuensis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cyrtodactylus pulchellus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cyrtopodium scabrum</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Dixonius siamensis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Ebenavia inunguis</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Gehyra australis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Gehyra baiola</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Gehyra oceanica</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Gehyra variegata</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Gekko gekko</i> (<i>Gecko</i>)	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)

<i>verticillatus</i>)			
<i>Gekko hokouensis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Gekko porosus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Gekko vittatus</i>	2-3-4-5-3	P	GF, Haacke (1976b)
<i>Hemidactylus flaviviridis</i>	2-3- <u>3</u> -4-3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Hemidactylus mabouia</i>	2-3- <u>3</u> -4-3	Δ	GF, Haacke (1976b)
<i>Hemidactylus frenatus</i>	2-3- <u>3</u> -4-3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Heteronotia binoei</i>	2-3-4-5-3	P	GF, Haacke (1976b)
<i>Homopholis walbergii</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Lepidodactylus christiani</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Lepidodactylus lugubris</i> (<i>Lepidodactylus woodfordi</i>)	2-3-4-5-3	P	GF, Haacke (1976b)
<i>Lygodactylus capensis</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Nactus pelagicus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Narudasia festiva</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Pachydactylus austeni</i>	3 -3-4-5-3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Pachydactylus mariquensis</i>	3 -3-4-5-3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Pachydactylus punctatus</i>	3 -3-4-5-3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Pachydactylus vanzyli</i> (<i>Kaokogecko vanzyli</i>)	3 -3-4-5-3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Pachydactylus</i> (<i>Palmatogecko</i>) <i>rangei</i>	3 -3-4-5-3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Phelsuma dubia</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Ptenopus garrulus</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Ptenopus carpi</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Ptenopus kochi</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Ptychozoon kuhli</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Rhinogecko missonei</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Rhoptropella</i> (<i>Rhoptropus</i>) <i>afer</i>	3 -3-4-5-3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Rhoptropella</i> (<i>Rhoptropus</i>) <i>ocellala</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Stenodactylus sthenodactylus</i>	2-3- <u>3</u> -4-3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Tropicolotes steudneri</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Uroplatus fimbriatus</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
Phyllodactylidae		P y Δ	
<i>Assacus</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	GF
<i>Gymnodactylus geckoides</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	GF
<i>Homonota darwini</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Homonota fasciata</i>	2-3-4-5-3	P	GF

<i>Homonota uruguayensis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Homonota whitii</i>	?-3-4-5-3	?	GF
<i>Lepidodactylus christiani</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phyllodactylus angelensis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phyllodactylus baurii</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phyllodactylus delcampoi</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phyllodactylus gerrhopygus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phyllodactylus homolepidurus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phyllodactylus inaequalis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phyllodactylus reissii</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phyllodactylus unctus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phyllodactylus ventralis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phyllodactylus wirshingi</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phyllodactylus xanti</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phyllopezus pollicaris</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Ptyodactylus hasselquistii</i>	2-3-4-5-3	P	GF, Haacke (1976b)
<i>Tarentola americana</i>	3 -3-4-5-3	Δ	GF
<i>Tarentola annularis</i>	3 -3-4-5-3	Δ	GF
<i>Tarentola boehmei</i>	3 -3-4-5-3	Δ	G
<i>Tarentola delalandii</i>	3 -3-4-5-3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Tarentola ephippiata</i>	3 -3-4-5-3	Δ	GF
<i>Tarentola mauritanica</i>	3 -3-4-5-3	Δ	GF
Sphaerodactylidae		P y Δ	
<i>Aristelliger cochranæ</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Aristelliger expextatus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Aristelliger georgeensis</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Aristelliger lar</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Aristelliger praesignis</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Coleodactylus septentrionalis</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	GF
<i>Gonatodes albogularis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Gonatodes albogularis fuscus</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	GF
<i>Gonatodes concinnatus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Lepidoblepharis heyerorum</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	GF
<i>Pseudogonatodes guianensis</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	GF
<i>Pseudogonatodes</i> sp.	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Quedenfeldtia</i>			
<i>trachyblepharus</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Sphaerodactylus copei</i> (S. <i>picturatus</i>)	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Sphaerodactylus klauberi</i>	2-3-4-5-3	P	GF

<i>Sphaerodactylus roosvelti</i>	2-3-4-5-3	P	GF
Carphodactylidae		Δ	
<i>Carphodactylus laevis</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Nephrurus asper</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Nephrurus deleani</i>	2-3- <u>3</u> - <u>3</u> -3	Δ	Stephenson (1960); GF
<i>Nephrurus laevis</i>	2-3- <u>3</u> - <u>3</u> -3	Δ	Haacke (1976b)
Diplodactylidae		P y Δ	
<i>Crenadactylus ocellatus</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Diplodactylus stenodactylus</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Stephenson (1960)
<i>Diplodactylus vittatus</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Eurydactylodes vieillardii</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Hoplodactylus duvauceli</i>	2-3-4-5- <u>2</u>	Δ	GF
<i>Hoplodactylus maculatus</i>	2-3-4-5- <u>2</u>	Δ	GF
<i>Hoplodactylus pacificus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Hoplodactylus</i> sp.	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Lucasium dameum</i> (<i>Lucasius damaeus</i>)	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Naultinus</i> sp.	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Oedura leseuri</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Oedura marmorata</i>	2-3-4-5- <u>2</u>	Δ	GF
<i>Rhynchoedura</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1989)
<i>Rhynchoedura ornata</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Strophurus michaelsoni</i> (<i>Diplodactylus michaelsoni</i>)	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Underwoodisaurus milii</i> (<i>Phyllurus milii</i>)	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
Eublepharidae		P y Δ	
<i>Aleuroscalabotes felinus</i>	2-3-4-5- <u>2</u>	Δ	GF
<i>Coleonix brevis</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Haacke (1976b)
<i>Coleonix elegans</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Coleonix fasciatus</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Coleonix mitratus</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Coleonix reticulatus</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Coleonix reticulatus</i>	2-3-4-5- <u>2</u>	Δ	GF
<i>Coleonix variegatus</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
<i>Coleonix switaki</i>	2-3-4-5- <u>2</u>	Δ	GF
<i>Eublepharis angramainyu</i>	?-3-4-5-3	?	GF
<i>Eublepharis macularius</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Holodactylus africanus</i>	2-3-4-5-3	P	Haacke (1976b)
SCINCOMORPHA			

Scincidae		P y Δ	
<i>Afroablepharus</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1991)
<i>Anomalopus</i> sp.	<u>0</u> - <u>2</u> - <u>3</u> - <u>2</u> - <u>0</u>	Δ	Greer (1991)
<i>Calypototis</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1991)
<i>Carlia</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1991)
<i>Chalcide chalcides mertensis</i>	<u>x</u> - <u>2</u> - <u>3</u> - <u>3</u> - <u>0</u>	Δ	Caputo <i>et al.</i> (1995)
<i>Chalcide chalcides mertensis</i>	<u>x</u> - <u>2</u> - <u>3</u> - <u>2</u> - <u>0</u>	Δ	Caputo <i>et al.</i> (1995)
<i>Chalcides chalcides vittatus</i>	<u>x</u> - <u>2</u> - <u>2</u> - <u>2</u> - <u>0</u>	Δ	Caputo <i>et al.</i> (1995)
<i>Chalcides mauritanicus</i>	<u>x</u> - <u>x</u> - <u>2</u> - <u>3</u> - <u>0</u>	Δ	Caputo <i>et al.</i> (1995)
<i>Chalcides</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Caputo <i>et al.</i> (1995)
<i>Chalcides</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> - <u>2</u>	Δ	Caputo <i>et al.</i> (1995)
<i>Chalcides</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> - <u>0</u>	Δ	Caputo <i>et al.</i> (1995)
<i>Chalcides striatus</i>	<u>x</u> - <u>2</u> - <u>3</u> - <u>3</u> - <u>0</u>	Δ	Caputo <i>et al.</i> (1995)
<i>Coeranoscincus</i> sp.	<u>0</u> - <u>2</u> - <u>3</u> - <u>3</u> - <u>0</u>	Δ	Greer (1991)
<i>Emoia adspersa</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Emoia atrocostata</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Emoia caeruleocaudata</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Emoia concolor</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Emoia longicauda</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Emoia nigra</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Emoia pallidiceps</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Erotoscincus graciloides</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1991)
<i>Eumecia</i> sp.	<u>0</u> - <u>0</u> - <u>2</u> - <u>3</u> - <u>0</u>	Δ	Greer (1991)
<i>Glaphyromorphus crassicaud</i>	2-3-4-5-3	P	Greer (1991)
<i>Hemiergis initialis</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Shapiro <i>et al.</i> (2003)
<i>Hemiergis peronii</i>	<u>x</u> -3-4-5- <u>0</u>	Δ	Shapiro <i>et al.</i> (2003)
<i>Hemiergis peronii*</i>	<u>x</u> -3-4-5-3	Δ	Shapiro <i>et al.</i> (2003)
<i>Hemiergis quadrilineata</i>	<u>x</u> - <u>0</u> - <u>3</u> - <u>4</u> - <u>0</u>	Δ	Shapiro <i>et al.</i> (2003)
<i>Hemiergis</i> sp.	2-3-4-5-3	P	Greer (1991)
<i>Hemiergis</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Choquenot y Greer (1989)
<i>Hemiergis</i> sp.	<u>0</u> - <u>3</u> -4- <u>4</u> - <u>0</u>	Δ	Shapiro <i>et al.</i> (2007)
<i>Leiopisma</i>			
<i>austrocaledonium</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Leptociaphos</i> sp.	<u>0</u> - <u>3</u> -4-5-3	Δ	GF
<i>Lerista dorsalis</i>	<u>0</u> - <u>2</u> - <u>3</u> -5-3	Δ	Greer (1992)
<i>Lerista dorsalis</i>	<u>0</u> - <u>2</u> - <u>3</u> - <u>6</u> -3	Δ	Greer (1992)
<i>Lerista</i> sp.	2-3-4-5-3	P	Greer (1991)
<i>Lerista</i> sp.	<u>0</u> - <u>2</u> -4-5-3	Δ	Greer (1991)
<i>Lygisaurus</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1991)
<i>Lygosoma</i> sp.	2-3-4-5-3	P	Greer (1991)

<i>Lygosoma</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1991)
<i>Mabouya mabouya</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Marmorosphax tricolor</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Menetia</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1991)
<i>Mochlus sundevalli</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Nannoscincus</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> - <u>2</u>	Δ	Greer (1991)
<i>Neoseps</i> sp.	<u>0</u> - <u>0</u> - <u>0</u> - <u>2</u> - <u>0</u>	Δ	Greer (1991)
<i>Ristella</i> sp.	<u>0</u> -3-4-5-3	Δ	Greer (1991)
<i>Saiphos equalis</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1991)
<i>Saproscincus tetradactyla</i>	<u>0</u> -3-4-5- <u>2</u>	Δ	Greer (1991)
<i>Scincopus</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1991)
<i>Scincus scincus</i>	2-3-4-5- 4	Δ	Greer (1992)
<i>Sphenomorphus schultzei</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1991)
<i>Sphenomorphus forbesi</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1991)
<i>Sphenomorphus muelleri</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1991)
<i>Sphenomorphus nigriventris</i>	2-3-4-5-3	P	Greer (1991)
<i>Sphenomorphus nigriventris</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1991)
<i>Sphenomorphus scutatus</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1991)
<i>Sphenomorphus solomonis</i>	2-3-4-5-3	P	Greer (1991)
<i>Sphenomorphus solomonis</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1991)
<i>Tiliqua</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> -2	Δ	Greer (1991)
Teiidae		P	
<i>Ameiva ameiva</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cnemidophorus cf. abalosi</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cnemidophorus lacertoides</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cnemidophorus longicaudus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Kentropix viridistriga</i>	2-3-4-5-3	P	GF
Gymnophthalmidae		P y Δ	
<i>Anadia bogotensis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Anotosaura</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Kizirian y McDiarmid (1998)
<i>Bachia barbouri</i>	<u>0</u> - <u>0</u> - <u>2</u> - <u>2</u> - <u>0</u>	Δ	Kohlsdorf y Wagner (2006)
<i>Bachia bicolor</i>	<u>x</u> - <u>2</u> - <u>2</u> - <u>2</u> - <u>2</u>	Δ	GF; Jerez y Tarazona (2009a)
<i>Bachia bicolor</i>	<u>0</u> - <u>2</u> - <u>2</u> - <u>2</u> - <u>2</u>	Δ	Kohlsdorf y Wagner (2006)
<i>Bachia bicolor</i>	<u>x</u> - <u>2</u> - <u>2</u> - <u>2</u> - <u>1</u>	Δ	GF
<i>Bachia dorbignyi</i>	<u>0</u> - <u>2</u> - <u>2</u> - <u>2</u> - <u>0</u>	Δ	Kohlsdorf y Wagner

			(2006)
<i>Bachia heteropa trinitatis</i>	<u>1-2-3-3-2</u>	Δ	Kohlsdorf y Wagner (2006)
<i>Bachia intermedia</i>	<u>0-2-2-2-0</u>	Δ	Kohlsdorf y Wagner (2006)
<i>Bachia monodactylus monodactylus</i>	<u>0-1-1-1-1</u>	Δ	Kohlsdorf y Wagner (2006)
<i>Bachia panoplia</i>	<u>0-2-2-2-2</u>	Δ	Kohlsdorf y Wagner (2006)
<i>Bachia scolecoides</i>	<u>0-2-2-2-2</u>	Δ	Kohlsdorf y Wagner (2006)
<i>Bachia trisanale</i>	<u>0-0-1-1-0</u>	Δ	Kohlsdorf y Wagner (2006)
<i>Cercosaura parkeri</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Cercosaura schreibersi</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Colobodactylus</i> sp.	<u>0-3-4-5-3</u>	Δ	Kizirian y McDiarmid (1998)
<i>Colobosaura</i> sp.	<u>0-3-4-5-3</u>	Δ	Kizirian y McDiarmid (1998)
<i>Gymnophthalmus</i> sp.	<u>0-3-4-5-3</u>	Δ	Greer (1991)
<i>Heterodactylus</i> sp.	<u>1-3-4-5-3</u>	Δ	Kizirian y McDiarmid (1998)
<i>Iphisa elegans</i>	<u>0-3-4-5-3</u>	Δ	Greer (1992)
<i>Leposoma rugiceps</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Micrablepharus</i> sp.	<u>0-3-4-5-3</u>	Δ	Greer (1993)
<i>Pholidobolus montium</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Prionodactylus argulus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Prionodactylus vertebralis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Proctoporus striatus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Ptychoglossus bocular</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Tretiscincus bifasciatus</i>	<u>1-3-4-5-3</u>	Δ	GF
Cordylidae		P	
<i>Chamesura</i> sp.	2-3-4-5-3	P	Greer (1991)
AMPHISBAENIA			
Bipedidae		Δ	
<i>Bipes biporus</i>	3-3-3-3-3	Δ	Greer (1992)
<i>Bipes canaliculatus</i>	3-3-3-3-3	Δ	GF
<i>Bipes</i> sp.	3-3-3-3-2	Δ	GF
Mossasauridae		Δ	
<i>Platecarpus tympaniticus</i>	4-5-5-4-3	Δ	Lindgren <i>et al.</i> (2012)

<i>Plotosaurus bennisoni</i>	8-16-9-10-?	Δ	Lindgren <i>et al.</i> (2008)
IGUANIA			
Agamidae		P y Δ	
<i>Agama hispida</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1991)
<i>Moloch</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1989)
<i>Physignathus concincinus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Tympanocryptis tetraporophora</i>	2-3-4-5-3	P	Greer y Smith (1999)
<i>Uromastyx</i> sp.	2-3-4-5-3	P	GF
Chamaeleonidae		P y Δ	
<i>Bradipepsia damaranum</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Herrel <i>et al.</i> (2012)
<i>Bradipodion occidentale</i>	2-3- <u>3</u> - <u>4</u> -3	Δ	Herrel <i>et al.</i> (2012)
<i>Brookesia</i> sp.	2-3- <u>3</u> - <u>3</u> -3	Δ	GF
<i>Chamaleo calypttratus</i>	2-3-4-5-3	P	Diaz y Trainor (2015)
<i>Chamaleo dilepis</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Herrel <i>et al.</i> (2012)
<i>Chamaleo namaquensis</i>	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Herrel <i>et al.</i> (2012)
<i>Ctenophorus</i> sp.	2-3-4- <u>4</u> -3	Δ	Greer (1989)
Dactyloidae		P	
<i>Anolis antonii</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Anolis crysolepis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Anolis gundlachi</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Anolis maculiventris</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Anolis mariarum</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Anolis tolimensis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Anolis trachyderma</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Anolis ventrimaculatus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
Iguanidae		P	
<i>Iguana iguana</i>	2-3-4-5-3	P	GF
Lacertidae		P	
<i>Takydromus sexlineatus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
Leiosauridae		P	
<i>Leiosaurus paronae</i>	2-3-4-5-3	P	GF
Liolaemidae		P	
<i>Liolaemus abdalai</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus albiceps</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus argentinus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus atacamensis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus austromendocinus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus azarai</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus bibronii</i>	2-3-4-5-3	P	GF

<i>Liolaemus bitaeniatus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus capillitas</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus chacoensis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus chaltin</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus chiloensis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus crepuscularis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus cuyanus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus dorbigny</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus groseorum</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus incayali</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus irregularis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus kingii</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus kolengh</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus koslowskyi</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus kriegi</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus lavillai</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus magellanicus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus multicolor</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus neuquensis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus nigromaculatus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus nigroviridis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus orientalis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus ornatus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus pagaburoi</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus pictus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Liolaemus platei</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus adrianae</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus aguanegra</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus casposo</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus cf. maulense</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus dorsimaculatus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus extridilus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus gualcamayo</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus indistinctus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus larioja</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus laurenti</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus mallimacci</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus nevadoi</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus palluma</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus patagonicus</i>	2-3-4-5-3	P	GF

<i>Phymaturus punae</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus querque</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus spurus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus tenebrosus</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Phymaturus zapalensis</i>	2-3-4-5-3	P	GF
Phrynosomatidae		P	
<i>Sceloporus</i> sp.	2-3-4-5-3	P	GF
Polychrotidae		P	
<i>Anisolepis longicauda</i>	2-3-4-5-3	P	GF
<i>Polychrus acutirostris</i>	2-3-4-5-3	P	GF

Tabla 1.4. La tabla muestra la fórmula falangeal de la mano de cada una de las especies evaluadas en este trabajo. Adicionalmente se incluyeron algunas especies tomadas de la literatura. En aquellos casos en que hubo una reducción de una o más de falanges en un dedo respecto a la fórmula falangeal plesiomórfica, la posición en la que ocurrió en cambio fue subrayada. En los casos en los se agregaron una o más falanges en un dedo respecto a la fórmula falangeal plesiomórfica, la posición donde ocurrió el cambio fue indicada en negrita. En los casos en los que están ausentes todas las falanges de un dedo, la posición donde ocurrió la pérdida de denota con un 0. En los casos en los que falta el rayo completo (incluyendo el metacarpal) se marca con una x. En la tercera columna se indica con una P aquellos taxa en los que se mantiene la condición plesiomórfica. Asimismo se indica con un símbolo Δ aquellos taxa en los que se produjo algún cambio (ya sea reducción o incremento de falanges). El * indica aquellos géneros en los que existe más de una formula falangeal pero en los que el autor de referencia (columna 4) no precisó la especie. En cada familia se incluye un resumen de las formulas falangeales presentes. P: Todos los taxa incluido con condición plesiomórfica; Δ : Todos los taxa incluidos con alguna modificación respecto a la condición plesiomórfica, P y Δ : algunos taxa incluidos presentan la condición plesiomórfica y algunos presentan la condición modificada. En los casos en que los registros de la fórmula falangeal se hicieron en taxa cuyos nombres han sido modificados, se expresa entre paréntesis el nombre antiguo según como lo reportó el autor. GF: Gabriela Fontanarrosa. Se reportan 37 fórmulas falangeales distintas.

Longitud Proporcional de las Falanges del dígito IV (Fig. 1.14). Es la contribución de cada falange a la longitud total (excluyendo la pre-ungueal) del dígito. Típicamente, la primera y cuarta falange son las de mayor longitud mientras que la segunda y tercera presentan menor longitud. Entre

las familias que presentan una cuarta falange proporcionalmente más larga se encuentran Polychrotidae, Varanidae y Gekkonidae. Entre las familias cuya cuarta falange es proporcionalmente más corta se encuentran Liolaemidae y Leiosauridae. En todos los casos la falange basal aporta más de un 20% a la longitud total y la cuarta falange al menos 25% a la longitud total. Adicionalmente, Liolaemidae representa el caso de mayor uniformidad entre las cuatro falanges, cada una con un 25% de aporte. Polychrotidae presenta el caso de menor uniformidad dado que la cuarta falange es tan larga como la suma de las segunda y tercera falanges. Gekkonidae, Sphaerodactylidae y Phyllodactylidae presentan sus segundas falanges particularmente cortas.

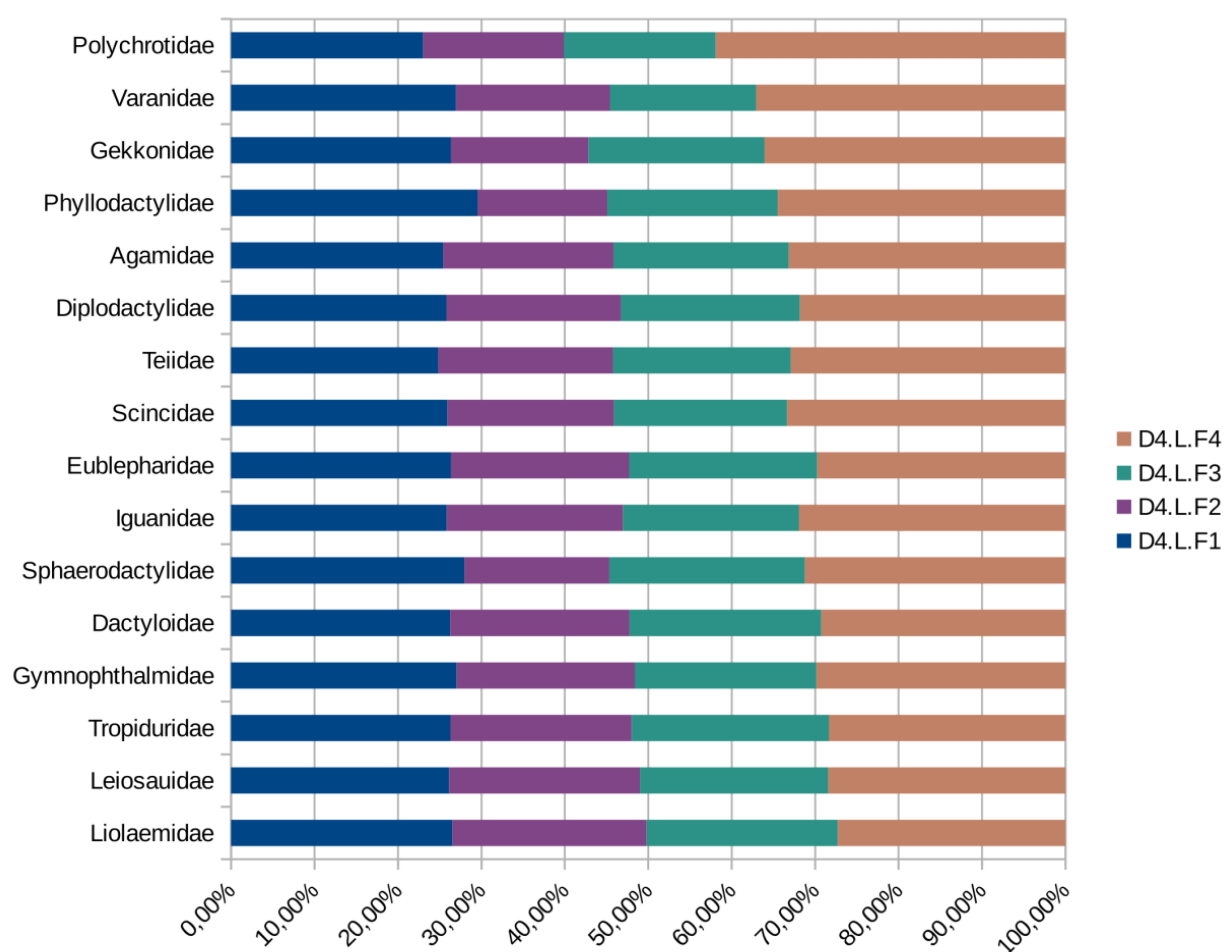


Fig. 1.14. Proporción de la Longitud de cada Falange del Dedo IV respecto de su Longitud Total, exceptuando la falange ungueal. La gráfica muestra la contribución proporcional de cada una de las

falanges pre-ungueales al dedo IV. Cada una de las barras horizontales representa los valores proporcionales promedio para cada familia.

Taxa especializados (Fig. 1.15 A-C)

Los siguientes taxa presentan características muy especializadas en su mano de manera que fueron descriptos de manera independiente.

Chamaeleonidae (con base en Chamalaeo jacksonii) (Fig. 1.15. A)

La mano de los camaleones no es dorso-ventralmente aplanada como ocurre en la mayoría de los Squamata sino que presenta una compleja disposición tridimensional. Retiene una configuración **pentadáctila** con una marcada hendidura interdigital única que separa los dedos III y IV. El carpo se encuentra muy modificado y se compone de sólo cuatro elementos. Por su topología éstos serían el radial, el ulnar, el pisiforme y un único carpal distal de gran tamaño que se ubica en el eje medial del carpo. Los metacarpales emergen aproximadamente de manera radial (en forma de roseta) en torno de este carpal distal agrandado. Los metacarpales son particularmente cortos. Los McIII y McIV son los más largos y virtualmente idénticos en longitud. Ambos huesos están muy ensanchados respecto a los demás metacarpales. Sus epífisis proximales están modificadas respecto a la condición generalizada para Squamata, dado que poseen una superficie triangular. Los lados medial del McIII y lateral del McIV articulan entre sí. Están tan íntimamente relacionados que no parece posible movimiento entre ambos. La fórmula falangeal en esta especie es 2-3-4-5-3. Sin embargo hay variaciones en otras especies de la Familia (Tabla 1.4). La línea de unión entre las epífisis proximales del McIII y del McIV coincide con el eje medio de la mano. Entre ambos se configura la hendidura interdigital única de los camaleones que genera su característica forma de pinza que les otorga su condición **zigodáctila**. La divergencia entre los metacarpales I a IV alcanza 120° en *Chamalaeo jacksonii*. El ángulo delimitado por la hendidura interdigital única es de 98°. No se observó sesamoide palmar.

Bipedidae (Bipes canaliculatus) (Fig. 1.15. B)

La mano de *Bipes canaliculatus* está notablemente reducida en longitud respecto al tamaño del cuerpo. Sin embargo es una mano robusta, con un ancho proporcionalmente grande en comparación con el ancho del cráneo. El ancho de la mano de *Bipes canaliculatus* (medido en la base del carpo) corresponde a un 24% respecto del ancho del cráneo (medido a la altura de los cuadrados). Esta proporción es menos en *Gymnodactylus geckoides* (18%) y en *Emoia adspersa* (20%). Su morfología

presenta un aspecto general bastante conservado. El carpo se compone de los nueve huesos típicos. Los huesos radial y ulnar son muy cortos próximo-distalmente. Entre ambos se encuentra una pieza de gran tamaño que no permite la unión entre radial y ulnar. Esta pieza podría corresponder a un hueso central. Con esta ubicación del central el carpo queda reducido a solamente una fila proximal y una distal. El ulnar presenta dorsalmente un proceso dorsal que fue descrito anteriormente (Fig. 1.3). En la fila proximal se observa asimismo al hueso pisiforme. La fila distal está conformada por los cinco carpales distales. El CdIV es el más grande de todos los carpales distales, pero la diferencia en tamaño no es muy pronunciada. El CdV se ubica en una posición relativamente más proximal que los demás carpales distales, tomando contacto proximalmente con la epífisis de la ulna. Pre-axialmente contacta con el ulnar.

Ventralmente en la región carpiana se observa al sesamoide palmar. Este es de forma aproximadamente rectangular, con su eje mayor perpendicular al eje medio de la mano. Su margen medial es sutilmente más largo próximo-distalmente que el margen lateral. El sesamoide palmar es bastante grande, cubre casi completamente el carpo. Las únicas piezas del carpo que son visibles en vista ventral, sin remover el sesamoide palmar, son el proceso radial y el pisiforme. Estas dos estructuras contactan inmediatamente con los márgenes medial y lateral, respectivamente, del sesamoide palmar. El sesamoide palmar, el pisiforme y el proceso radial comparten el mismo plano siendo estos más ventrales que las otras piezas carpianas.

En la región metacarpal, el McII es el más largo. Este hueso junto con los McI y III son los más robustos, otorgando a la región la condición **entaxónica**. La longitud y el ancho disminuyen hacia el McIV y aún más en el V. La fórmula falangeal es 3-3-3-3-3, de manera que difiere respecto a la condición plesiomórfica tanto por adición de falanges (dedo I) como por la disminución del número de falanges (dedos III y IV). Las falanges ungueales y los capuchones queratinosos de las uñas están particularmente desarrolladas. Entre éstos, el mayor grado de desarrollo se observa en las falanges ungueales II y III, manifestándose en los dedos también la condición entaxónica.

Gymnophthalmidae (con base en Bachia bicolor) (Fig. 1.15. C)

La mano de *Bachia bicolor* está notablemente reducida respecto al tamaño corporal. Presenta un carpo con una longitud próximo-distal corta, reducido a sólo seis piezas óseas: el ulnar, el radial, el central, el pisiforme y los carpales distales III y IV. La distinción entre filas proximal, media y distal no puede establecerse ya que el ulnar y el radial contactan con ulna y radio respectivamente, pero

adicionalmente contactan con los McV y II. El CdIII y CdIV articulan con los McIII y IV respectivamente.

Ventralmente en la región carpiana se observa al sesamoide palmar. Este es de forma aproximadamente rectangular con su eje mayor perpendicular al eje medio de la mano. Su margen medial es sutilmente más largo próximo-distalmente que el margen lateral. En la región central, este sesamoide presenta un leve adelgazamiento en sentido próximo-distal. El sesamoide palmar es bastante grande, cubre casi completamente el carpo. Las únicas piezas del carpo que son visibles en vista ventral son el proceso radial y el pisiforme. Estas dos estructuras contactan inmediatamente con los márgenes medial y lateral respectivamente del sesamoide palmar. El sesamoide palmar, el pisiforme y el proceso radial comparten el mismo plano siendo estos más ventrales que las otras piezas carpianas (ver Fig. 1.18.C).

El metacarpo está compuesto únicamente por cuatro piezas (se interpretan como los metacarpales II a V). Éstas son particularmente cortas y anchas. Los dos metacarpales marginales son más cortos que los dos metacarpales centrales. El metacarpal más lateral (McV) es sutilmente más corto que el más medial (McII). Se manifiesta así en este caso una condición mesaxónica en la predominancia en el desarrollo de las piezas centrales es compartida por los dos metacarpales mediales.

Se registraron dos fórmulas falangeales para *Bachia bicolor*, x-2-2-2-2 (ejemplar UIS 1459) y x-2-2-2-1 (ejemplar UIS 1648) (ver Tabla 1.4). Las falanges siguen el patrón de los metacarpales en cuanto a ser cortas y anchas. La articulación metacarpo falangeal se caracteriza por presentar superficies articulares amplias. El extremo proximal de las falanges basales es siempre más ancho que su extremo distal. En el dedo V, para la fórmula falangeal x-2-2-2-1 (ejemplar UIS 1648), la primera falange es la ungueal. Esta es particularmente más desarrollada respecto a las falanges ungueales II a IV. Su morfología es particular ya que presenta una curvatura marcada en la mitad de su longitud próximo-distal arqueándose hacia la región lateral. Para la fórmula falangeal x-2-2-2-2 (ejemplar UIS 1459), las falanges ungueales son particularmente cortas y de tamaños similares entre sí.

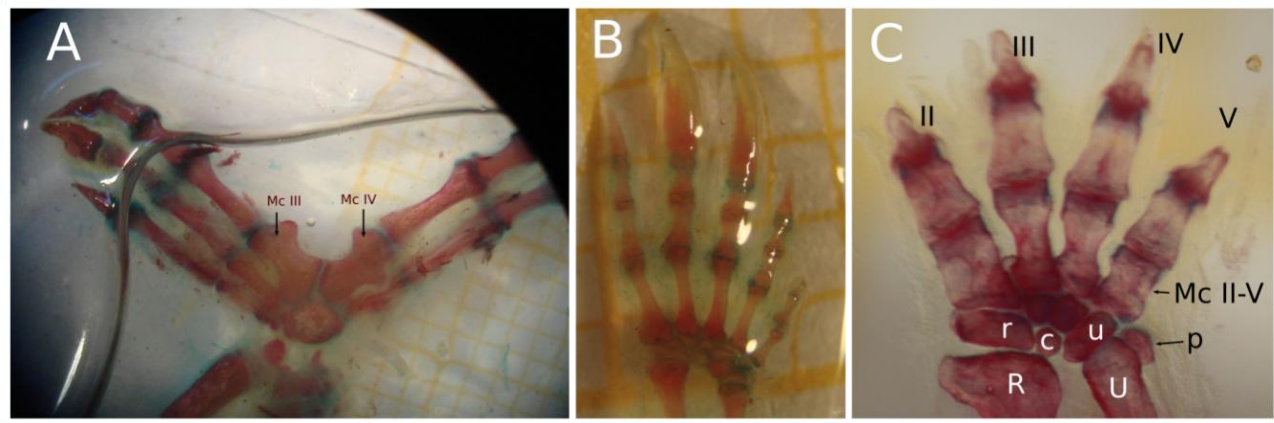


Fig. 1.15. Taxa Especializados. **A.** *Chamalaeo jacksonii* sometido a diafanización y tinción diferencial de tejidos en vista dorsal. Notar la marcada divergencia entre los rayos III y IV. **B.** *Bipes canaliculatus* sometido a diafanización y tinción diferencial de tejidos en vista dorsal. Entre sus mayores diferencias respecto a la mano típica de Squamata se observa la fórmula falangeal 3-3-3-3-3. **C.** *Bachia bicolor* (UIS 1459) sometido a diafanización y tinción diferencial de tejidos en vista dorsal. Entre sus mayores diferencias respecto a la mano típica de Squamata se observan sus piezas muy acortadas, la tetradactilia y la fórmula falangeal modificada a x-2-2-2-2. Abreviaturas. **p**: pisiforme; **r**: radial; **u**: ulnar; **c**: central; **Mc**: metacarpal. **R**: radio; **U**: ulna.

Túnel carpiano

En el carpo de lagartijas, se reconocen al menos cinco estructuras óseas en la región ventral del carpo que se proyectan ventralmente, quedando dispuestas en un plano más ventral respecto a la mayoría de los huesos carpianos. Estas son: el proceso radial, el proceso ventral del carpal distal IV, el proceso ventral del carpal distal V, el pisiforme y el (o los) sesamoide(s) palmar(es). Entre estas piezas al menos dos son sesamoides: el pisiforme y el o los sesamoide(s) palmar(es). El (o los) sesamoide(s) palmar(es), que no presentan contacto directo con los huesos carpianos están sin embargo embebidos en una estructura tendinosa o placa flexora (Haines, 1950). Los tendones flexores de los dedos emergen distalmente de la placa flexora y se insertan en la porción basal de las falanges terminales. En un plano aún más ventral, el ligamento carpal transversal atraviesa el carpo perpendicularmente respecto al eje medio de la mano. Este ligamento se ancla en el proceso radial (cara medial) y en el pisiforme y en los procesos ventrales de los carpales IV y V. El ligamento flexor

retinaculum que discurre ventralmente al sesamoide palmar como se observa en la Figura 1.4.B. parece reforzar la posición del sesamoide palmar.

Sesamoides de la mano de Squamata (Tablas 1.4; 1.5, 1.6 y 1.7).

El sesamoide axial en Squamata (Fig. 1.16 y Tabla 1.5). El sesamoide axial es una estructura calcificada en adultos, probablemente ósea. Es típicamente esférico, como en *Kentropix viridistriga* (Teiidae) (Fig. 1.16.A), aunque puede adquirir una morfología oblonga como en *Takydromus sexlineatus* (Lacertidae) (Fig. 1.16.B). Está pieza está embebida en un ligamento cuyos puntos de anclaje son la cara medial de la epífisis de la ulna y la región latero proximal del radial denominado ligamento Ulna-radial (Lur = *drul* en Landsmeer, 1983). Dado que está embebido en un ligamento y entre dos huesos, corresponde a la categoría de sesamoide embebido inter-óseo. El sesamoide axial ha sido reportado en 24 especies correspondientes a 21 géneros y 10 familias (Agamidae, Anguidae, Dactyloidae, Gerrhosauridae, Gymnophthalmidae, Lacertidae, Helodermatidae, Teiidae, Scincidae y Xenosauridae) de Squamata (Tabla 1.5).

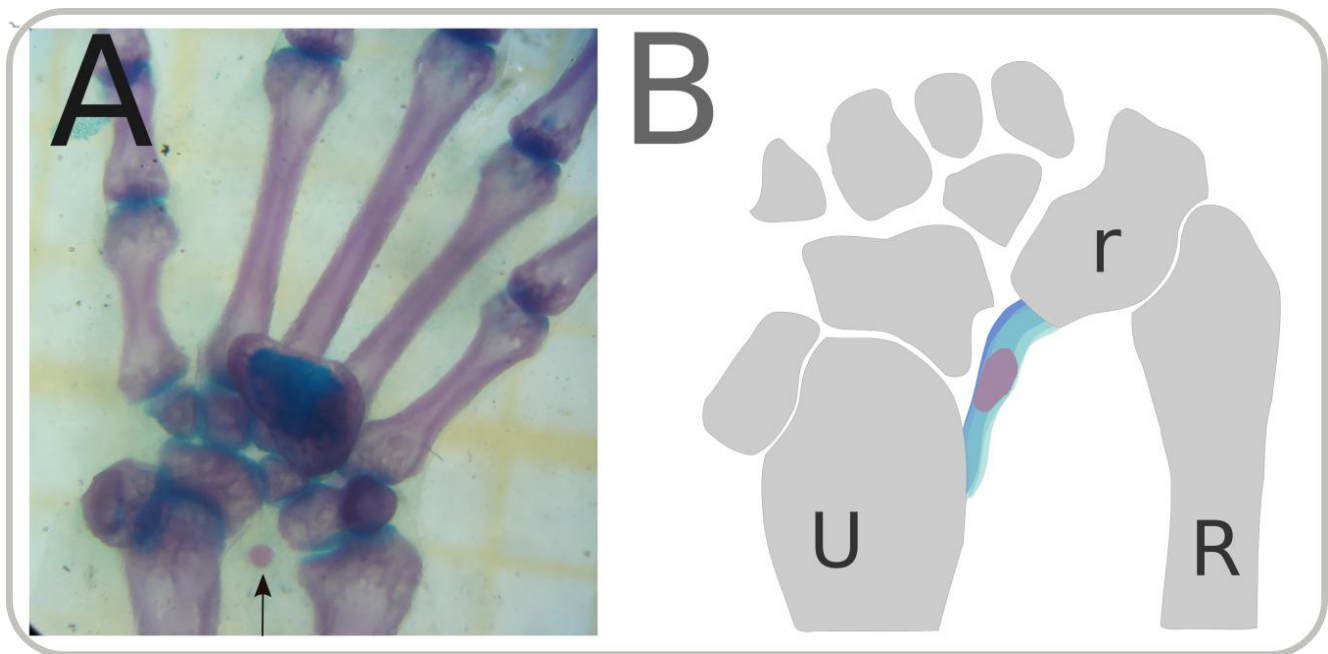


Fig. 1.16. Sesamoide axial. A. Carpo y metacarpo en vista ventral de la mano derecha de *Kentropix viridistriga* (Teiidae) sometido a diafanización y tinción diferencial de tejidos. En el eje medio de la mano entre las epífisis de Radio y Ulna se observa una pieza esquelética teñida de rojo revelando su

naturaleza calcárea. **B.** Esquema del carpo en vista ventral de la mano derecha de *Takydromus sexlineatus* (Lacertidae) mostrando el sesamoide axial embebido en un ligamento (ligamento Ulna-radial = Lur) cuyos dos puntos de anclaje son la cara medial de la epífisis de la ulna y la región latero proximal del radial. **U:** ulna; **R:** radio; **r:** radial.

Tabla 1.5

Taxa	Referencia
Agamidae	
<i>Agama stellio</i>	El Toubi, 1947
Anguidae	
<i>Elgaria multicarinata</i>	Renous-Lécuru, 1973 *
Dactyloidae	
<i>Anolis calimae</i>	Otero y Hoyos, 2013
Gerrhosauridae	
<i>Gerrhosaurus nigrolineatus</i>	Fabrezi <i>et al.</i> , 2007 *
Gymnophthalmidae	
<i>Anadia bogotensis</i>	Otero y Hoyos, 2013
<i>Cercosaura schreibersii</i>	GF
<i>Pholidobolus montium</i>	Otero y Hoyos, 2013; GF
<i>Prionodactylus argulus</i>	Otero y Hoyos, 2013; GF
<i>Prionodactylus vertebralis</i>	Otero y Hoyos, 2013; GF
<i>Proctoporus striatus</i>	GF
<i>Ptychoglossus bicolor</i>	GF
<i>Riama striata</i>	Otero y Hoyos, 2013
<i>Tretioscincus bifasciatus</i>	GF
Lacertidae	
<i>Takydromus sexlineatus</i>	GF
Helodermatidae	
<i>Heloderma suspectum</i>	Renous-Lécuru, 1973 *
Teiidae	
<i>Ameivula cf. abalosi</i>	GF
<i>Cnemidophorus longicaudus</i>	GF
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	Otero y Hoyos, 2013; GF
<i>Kentropix viridistriga</i>	GF
Scincidae	

<i>Chalcides ocellatus</i>	Caputo <i>et al.</i> , 1995.*
<i>Chalcides mionecton</i>	Caputo <i>et al.</i> , 1995. *
<i>Eumeces</i> sp.	
<i>Hemiergis peroni</i>	Greer, 1991
Varanidae	
<i>Varanus exanthematicus</i>	Landsmeer, 1983*
Xenosauridae	
<i>Xenosaurus</i> sp.	Renous–Lécuru, 1973*

Tabla 1.5: La tabla muestra los registros de sesamoide axial. En la segunda columna se indica la fuente en la que se registró la presencia de la estructura. El asterisco (*) indica aquellos casos en los que el sesamoide axial fue interpretado como un hueso intermedio.

El Hueso Pisiforme en Squamata (Fig. 1.17. A-B). El hueso pisiforme corresponde a un sesamoide embebido en virtud de estar incluido en el tendón flexor del extensor carpi ulnaris (Fig. 1.17.A-B). Tiene una frecuencia de 100% estando presente en todos los especímenes considerados en esta tesis, aún en los taxa con manos altamente modificadas en las que se pierden elementos carpales, metacarpales y digitales.

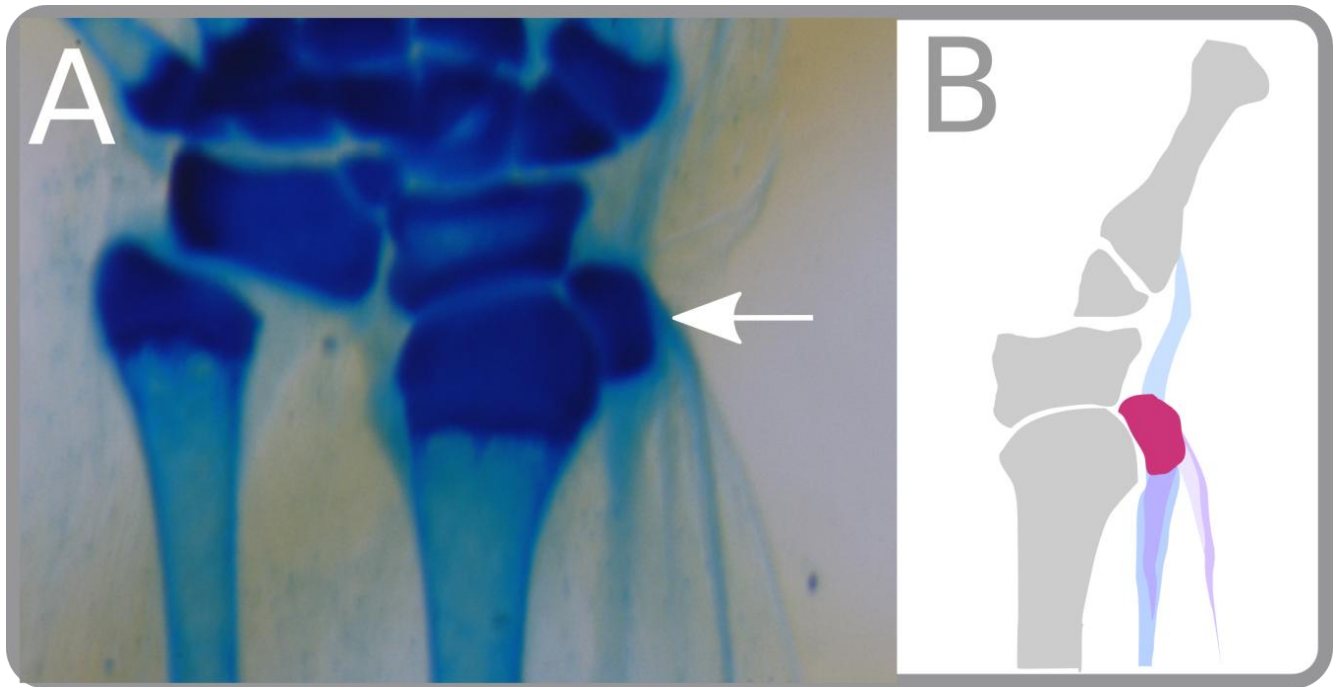


Fig. 1.17. Hueso pisiforme. **A.** Fotografía de la región carpiana de la mano derecha en vista dorsal de *Tretioscincus* sp. (Gymnophthalmidae). El pisiforme se encuentra anclado al tendón flexor carpi ulnaris. **B.** Esquema basado en *Tretioscincus* sp. (Gymnophthalmidae) del eje postaxial del antebrazo-carpo-metacarpo (huesos en gris). El pisiforme se destaca en color morado y el tendón del flexor carpi ulnaris se muestra en tonos de celeste.

El Sesamoide Palmar en Squamata (Tabla 1.6). El o los sesamoides palmares son estructuras esqueléticas presentes en la región ventral del carpo. Según el eje dorso-ventral de la mano es una estructura plana. Se tiñe de rojo en ejemplares adultos teñidos diferencialmente con Rojo de Alizarina-Azul de Alcian revelando la presencia de calcio. Sin embargo su osificación o calcificación es bastante retrasada respecto a los huesos del carpo. Su tamaño, cantidad y morfología es muy variable entre los Squamata (Fig. 1.18).

En ciertas condiciones de tamaño, forma y disposición, el borde medial del sesamoide palmar contacta con el proceso radial (Fig. 1.2), y el sesamoide exhibe un repliegue característico (Fig. 1.19).

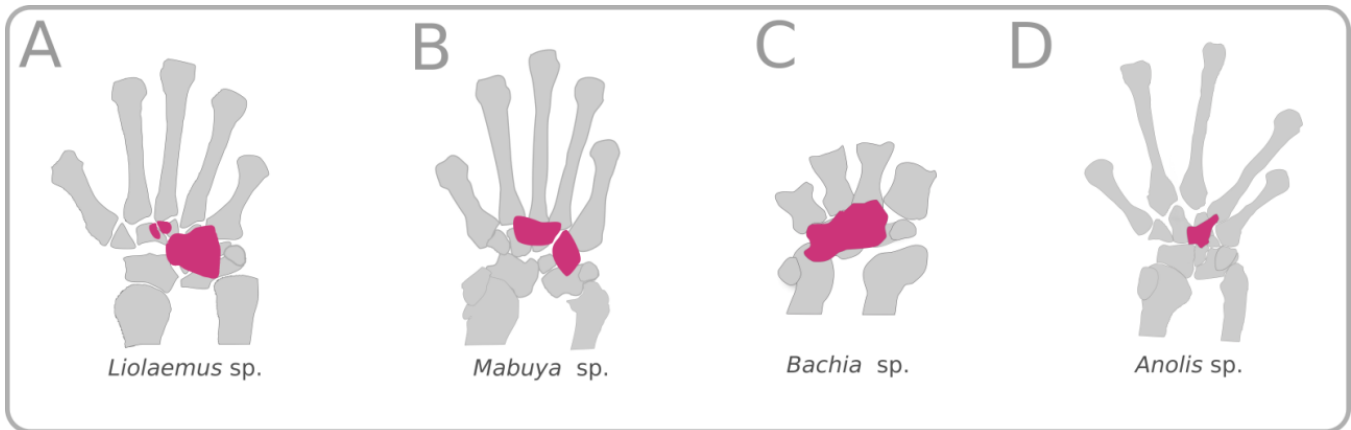


Fig. 1.18. Variación Morfológica del Sesamoide Palmar. Se muestran esquemas de la región carpiana de la mano derecha en vista ventral de las siguientes 4 especies. **A.** *Liolaemus* sp. (Liolaemidae) muestra 3 sesamoides palmares, uno de ellos es mucho mayor que los otros 2 (en la tabla 1.6 corresponde a la categoría $3 \pm$). **B.** *Mabuya* sp. (Scincidae) muestra dos sesamoides palmares oblongos y de tamaño similar dispuestos perpendicularmente entre sí. **C.** *Bachia* sp. (Gymnophthalmidae) muestra un único sesamoide palmar de gran tamaño en relación del tamaño del carpo. **D.** *Anolis* sp. (Dactyloidae) muestra un único sesamoide palmar, notablemente reducido respecto al tamaño del carpo. La mayor de sus dimensiones se orienta próximo-distalmente.

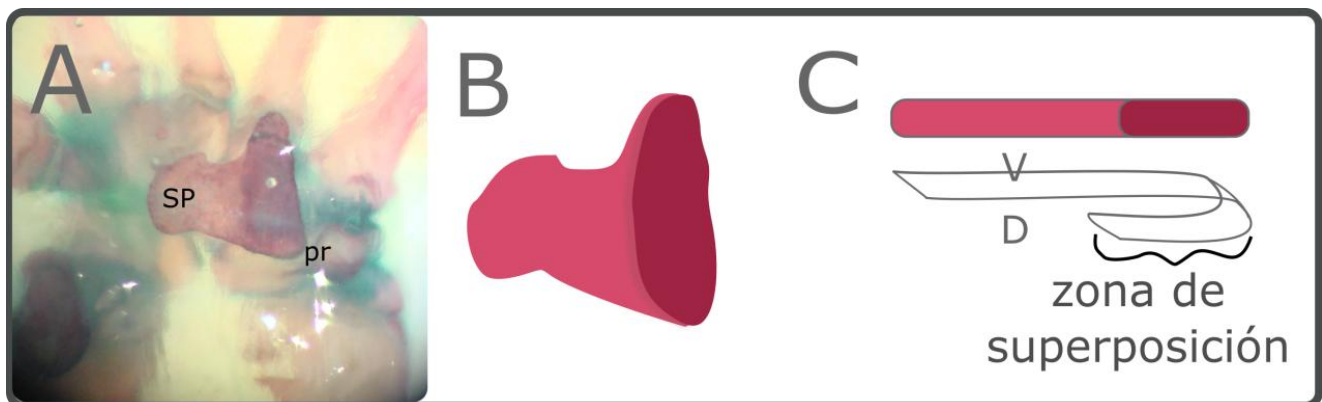


Fig. 1.19. Repliegue del sesamoide Palmar. **A.** región carpiana en vista ventral de de la mano derecha de *Liolaemus atacamensis*. Se observa el sesamoide palmar con una franja próximo-distal más oscura que el resto de la pieza. El sesamoide palmar es una estructura plana y esa franja más oscura representa una zona en donde se superponen dos capas de este hueso dado que está parcialmente plegado. **B.** Esquema del sesamoide palmar de **A** vista ventral. **C.** Esquema del sesamoide palmar en

una vista dorso-ventral que revela que parte de esta estructura esta plegada y que la franja más oscura mencionada implica una zona de superposición. **pr**: Proceso radial, **SP**: sesamoide palmar. **V**: región ventral de la mano; **D**: región dorsal de la mano.

Se relevaron 21 familias entre las cuales el o los sesamoides palmares están presentes (81% de las familias) (Tabla 1.6); completamente ausente en 4 (19 % de las familias) y esta pieza estuvo presente en al menos un representante de las siguientes seis familias: Chamaeleonidae, Dactyloidae, Eublepharidae, Gekkonidae, Phyllodactylidae y Sphaerodactylidae. Entre los Gekkota se encontró un único registro de sesamoide palmar en *Hemidactylus mabouia* (Gekkonidae). En al menos un representante de las siguientes tres familias se registró más de un sesamoide palmar: Liolaemidae, Scincidae y Tropiduridae. De los 47 géneros considerados, 42 exhibieron al menos un sesamoide palmar (89%). Y de las 146 especies consideradas 130 (89%) presentó al menos un sesamoide palmar.

Tabla 1.6

Taxa	n° SP	Referencia
LEPDOSAURIA		
RHYNCHOCEPHALIA		
<i>Sphenodon punctatus</i>	1	Regnault <i>et al.</i> (2016a)
SQUAMATA		
Agamidae		
<i>Calotes versicolor</i>	1	Jerez <i>et al.</i> (2010)
<i>Physignathus cocincinus</i>	1	GF
<i>Uromastyx</i> sp.	1	GF
Bipedidae		
<i>Bipes canaliculatus</i>	1	GF
Chamaeleonidae		
<i>Brookesia</i> sp.	0	GF
Corytophanidae		
<i>Basiliscus</i> sp.	1	GF
Dactyloidae		
<i>Anolis agassizi</i>	1	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis antonii</i>	1	GF
<i>Anolis apollinaris</i>	1	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis calimae</i>	1	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis chloris</i>	0	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis chrysolepis</i>	1	GF
<i>Anolis chrysolepis</i>	1	GF
<i>Anolis danieli</i>	1	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis eulaemus</i>	0	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis fitchi</i>	1	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis fraseri</i>	1	Otero y Hoyos (2013)

<i>Anolis gemmosus</i>	0	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis gundlachi</i>	1	GF
<i>Anolis heterodermus</i>	1	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis jacari</i>	1	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis latifrons</i>	1	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis maculiventris</i>	1	GF
<i>Anolis mariarum</i>	1	GF
<i>Anolis ontongae</i>	1	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis ortonii</i>	1	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis peraccae</i>	0	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis punctatus</i>	1	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis tolimensis</i>	1	GF
<i>Anolis trachyderma</i>	1	GF
<i>Anolis transversalis</i>	1	Otero y Hoyos (2013)
		Otero y Hoyos (2013) ;
<i>Anolis ventrimaculatus</i>	1	GF
Eublepharidae		
<i>Eublepharis macularius</i>	0	GF
Gekkonidae		
<i>Hemidactylus mabouia</i>	1/0	GF
Gymnophthalmidae		
<i>Anadia bogotensis</i>	1	GF
<i>Bachia bicolor</i>	1	GF
<i>Cercosaura parkeri</i>	1	GF
<i>Cercosaura schreibersii</i>	1	Jerez <i>et al.</i> (2010); GF
<i>Leposoma rugiceps</i>	1	GF
<i>Pholidobolus montium</i>	1	GF
<i>Prionodactylus argulus</i>	1	GF
<i>Prionodactylus vertebralis</i>	1	GF
<i>Proctoporus striatus</i>	1	GF

<i>Ptychoglossus bicolor</i>	1	GF
<i>Tretioscincus bifasciatus</i>	1	GF
Iguanidae		
<i>Iguana iguana</i>	1	GF
Lacertidae		
<i>Takydromus sexlineatus</i>	2	GF
Leiosauridae		
<i>Leiosaurus catamarcensis</i>	1	Jerez <i>et al.</i> (2010), GF
<i>Leiosaurus paronae</i>	1	GF
Liolaemidae		
<i>Liolaemus lavillai</i>	1	GF
<i>Liolaemus abdalai</i>	1	GF
<i>Liolaemus albiceps</i>	1	Jerez <i>et al.</i> (2010); GF
<i>Liolaemus argentinus</i>	1	GF
<i>Liolaemus atacamensis</i>	1/ 2 ±	GF
<i>Liolaemus austromendocinus</i>	1	GF
<i>Liolaemus azarai</i>	1	GF
<i>Liolaemus bibronii</i>	1	GF
<i>Liolaemus bitaeniatus</i>	1	GF
<i>Liolaemus capillitas</i>	1/ 2 ±	GF
<i>Liolaemus chacoensis</i>	1	GF
<i>Liolaemus chaltin</i>	1	GF
<i>Liolaemus chiloensis</i>	1	GF
<i>Liolaemus crepuscularis</i>	1	GF
<i>Liolaemus cuyanus</i>	1	GF
<i>Liolaemus dorbignyi</i>	1	GF
<i>Liolaemus grosseorum</i>	1	GF
<i>Liolaemus incayali</i>	1	GF
<i>Liolaemus irregularis</i>	1	GF
<i>Liolaemus kingii</i>	1	GF

<i>Liolaemus koleng</i>	2 ±	GF
<i>Liolaemus koslowskyi</i>	1 / 2 ±	GF
<i>Liolaemus kriegi</i>	1	GF
<i>Liolaemus magellanicus</i>	1	GF
<i>Liolaemus multicolor</i>	1 / 2 ± / 3 ± / >3 ±	GF
<i>Liolaemus neuquensis</i>	1 / 2 ±	GF
<i>Liolaemus nigromaculatus</i>	1 / 2 ±	GF
<i>Liolaemus nigroviridis</i>	1	GF
<i>Liolaemus orientalis</i>	1 / 2 ±	GF
<i>Liolaemus ornatus</i>	1	GF
<i>Liolaemus pagaburoi</i>	1	GF
<i>Liolaemus pictus</i>	1	GF
<i>Liolaemus platei</i>	1	GF
<i>Liolaemus schrochii</i>	1	GF
<i>Liolaemus lavillai</i>	1	GF
<i>Liolaemus magellanicus</i>	1	GF
<i>Phymaturus cf. maulense</i>	2 ±	GF
<i>Phymaturus adrianae</i>	1 / 2 ±	GF
<i>Phymaturus aguanegra</i>	1 / 2 ±	GF
<i>Phymaturus calcogaster</i>	1	GF
<i>Phymaturus casposo</i>	2 ±	GF
<i>Phymaturus dorsimaculatus</i>	1 / 2 ±	GF
<i>Phymaturus excelsus</i>	2 ±	GF
<i>Phymaturus extridilus</i>	1 / 2 ±	GF
<i>Phymaturus gualcamayo</i>	1	GF
<i>Phymaturus indistinctus</i>	1 / 2 ±	GF
<i>Phymaturus laurenti</i>	1 / 2 ±	GF
<i>Phymaturus mallimacci</i>	1 / 2 ±	GF
<i>Phymaturus nevadoi</i>	1	GF
<i>Phymaturus palluma</i>	1	GF

<i>Phymaturus patagonicus</i>	1	GF
<i>Phymaturus punae</i>	1	Jerez <i>et al.</i> (2010); GF
<i>Phymaturus querque</i>	1	GF
<i>Phymaturus roigorum</i>	2 ±	GF
<i>Phymaturus spurcus</i>	2 ±	GF
<i>Phymaturus tenebrosus</i>	1	GF
<i>Phymaturus zapalensis</i>	1	GF
Phyllodactylidae		
<i>Garthia gaudichaudii</i>	0	GF
<i>Homonota whitii</i>	0	GF
<i>Homonota fasciata</i>	0	GF
<i>Homonota darwini</i>	0	GF
<i>Homonota uruguyanensis</i>	0	GF
<i>Homonota fasciata</i>	0	GF
<i>Phyllopezus pollicaris</i>	0	GF
<i>Thecadactylus rapicauda</i>	0	GF
Phrynosomatidae		
<i>Callisaurus draconoides</i>	1	Jerez <i>et al.</i> (2010)
<i>Sceloporus</i> sp.	1	GF
<i>Uta stansburiana</i>	1	Jerez <i>et al.</i> (2010)
Polychrotidae		
<i>Anisolepis longicauda</i>	1	GF
<i>Polychrus acutirostris</i>	1	GF
<i>Polychrus marmoratus</i>	1	Otero y Hoyos (2013)
Sphaerodactylidae		
<i>Gonatodes albogularis</i>	0	GF
<i>Gonatodes concinnatus</i>	0	GF
Scincidae		
<i>Mabuya mabouya</i>	2 = / 3 ±	Jerez <i>et al.</i> (2010); GF
<i>Mabuya</i> cf. <i>bicolor</i>	2 =	GF

<i>Mochlus sundevalli</i>	1	GF
<i>Trachylepis maculilabris</i>	>1	Jerez <i>et al.</i> (2010)
Shinisauridae		Jerez <i>et al.</i> (2010)
<i>Shinisaurus</i> sp.	1	
Teiidae		
<i>Cnemidophorus longicaudus</i>	1	GF
<i>Cnemidophorus lacertoides</i>	1	GF
<i>Kentropix viridistriga</i>	1	Jerez <i>et al.</i> (2010); GF
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	1	GF
<i>Ameiva ameiva</i>	1	GF
<i>Ameivula abalosi</i> (<i>Cnemidophorus ocellifer</i>)	1	GF
Tropiduridae		
<i>Stenocercus doellojuradoi</i>	2 ±	GF
<i>Stenocercus traechycephalus</i>	1	GF
<i>Tropidurus etheridgei</i>	1	GF
<i>Tropidurus guarani</i>	1	GF
<i>Tropidurus spinulosus</i>	1	GF
<i>Tropidurus torquatus</i>	1	GF
Varanidae		
<i>Varanus</i> cf. <i>niloticus</i>	1	GF
Xantusiidae	1	Jerez <i>et al.</i> (2010)
<i>Lepidophyma gaigeae</i>	1	Jerez <i>et al.</i> (2010)
<i>Xantusia riversiana</i>	1	Jerez <i>et al.</i> (2010)
<i>Xantusia henshawi</i>	1	Jerez <i>et al.</i> (2010)
<i>Xantusia vigilis arizonae</i>	1	Jerez <i>et al.</i> (2010)
<i>Xantusia vigilis vigilis</i>	1	Jerez <i>et al.</i> (2010)

Tabla 1.6. La tabla registra la presencia del o los sesamoides palmares en 21 familias de Squamata. Las especies están ordenadas según su pertenencia a taxa de mayor jerarquía. La segunda columna indica el número de sesamoides palmares registrados por taxa. En aquellos casos en que existe más de

un sesamoide se indica adicionalmente si éstos son iguales en tamaño o diferentes "2" o "2 ±". En caso de ser más que 3 se designó: ">3". En los casos en que para la misma especie se encontraron más de una condición, las diferentes alternativas fueron separadas por una barra (" / "). La tercera columna indica la procedencia de la información. GF: Gabriela Fontanarrosa.

Sesamoides de los Rayos de la mano de Squamata (Tabla 1.7).

Sesamoides ventrales de los metacarpales (SMC: *Sesamoidea metacarpale*). Los SMC son estructuras cuya superficie en vista palmar es irregular. Son planas según un eje dorso-palmar. Se disponen ventralmente a la epífisis distal de todos los metacarpales en las manos de diversos Squamata (Fig.1.20.A-B). Se sitúan por arriba de los tendones flexores del músculo flexor digitorum longus, por lo cual se categorizan como sesamoides de deslizamiento.

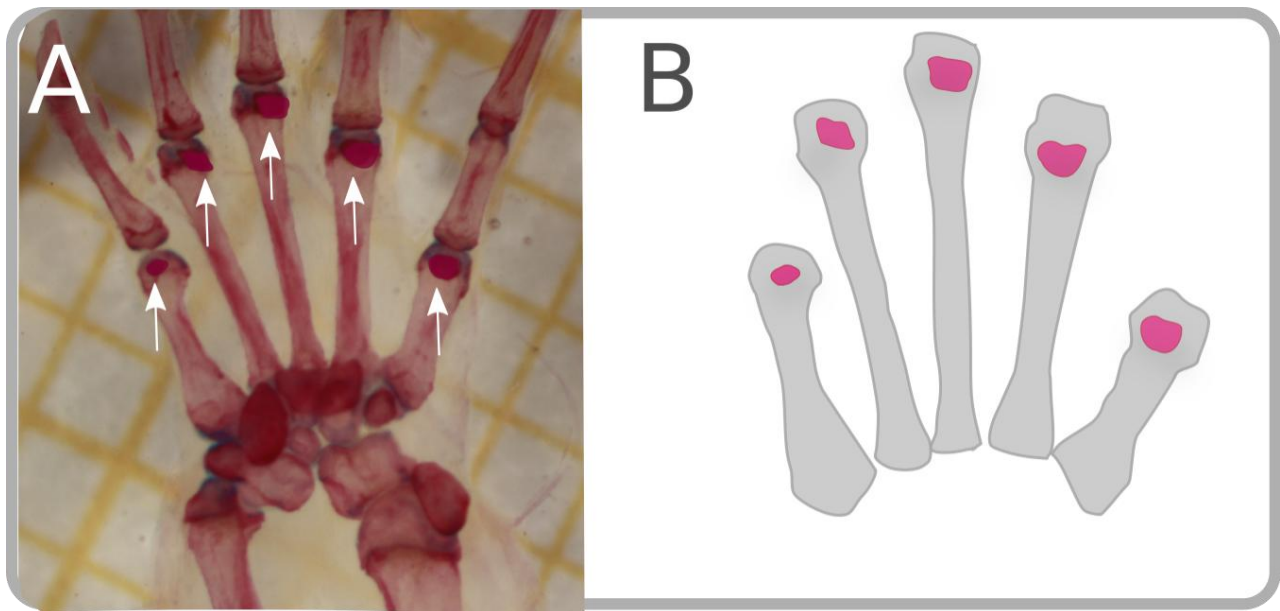


Fig. 1.20: A. Fotografía del carpo y metacarpo en vista ventral de la mano izquierda de *Mabuya mabouya* (Scincidae) sometido a diafanización y tinción diferencial de tejidos. En la región distal de cada metacarpal se observa un sesamoide de forma sub-circular (señalados con flechas blancas). B. Esquema de A en el que se muestra en gris los 5 metacarpales y en morado los sesamoides metacarpales.

Su presencia no ambigua se registró en al menos algunos de los miembros de ocho (36,36%) familias (Anguidae, Dactyloidae, Gekkonidae, Gymnophthalmidae, Liolaemidae, Scincidae, Sphaerodactylidae, Tropiduridae) de un total de 22 relevadas (Tabla 1.7). Mientras que en 14 (63,63%) familias (Agamidae, Bipedidae, Carphodactylidae, Chamaeleonidae, Corytophanidae, Diplodactylidae, Eublepharidae, Iguanidae, Leiosauridae, Phyllodactylidae, Polychrotidae, Phrynosomatidae, Teiidae y Varanidae), no se registró la presencia de los SMC en ninguno de sus miembros mostrados. De los 56 géneros considerados, el SMC se encontró en siete géneros (12,5%). De las 185 especies consideradas, el SMC se encontró en 29 (15, 67%).

Relevamiento de los sesamoides dorsales de los dedos (SDD: Sesamoides Dorsales de los Dígitos). Los sesamoide dorsales de los dígitos o sesamoidea digitorum manus, son pequeños sesamoides con forma de un disco plano situado dorsalmente a las terminaciones distales de las penúltimas falanges de los dedos I-V (Fig. 1.21.A-C). Su diámetro es aproximadamente equivalente a $\frac{1}{4}$ del ancho de la epífisis sobre la cual se disponen. Cada uno de ellos se aloja en la concavidad dorsal de la penúltima falange (superficie con la que se forma la articulación terminal) y su posición es ventral respecto al tendón extensor del músculo extensor digitorum brevis de cada dedo, en virtud de lo cual se categorizan como sesamoides de deslizamiento (Fig. 1.21.A-B).

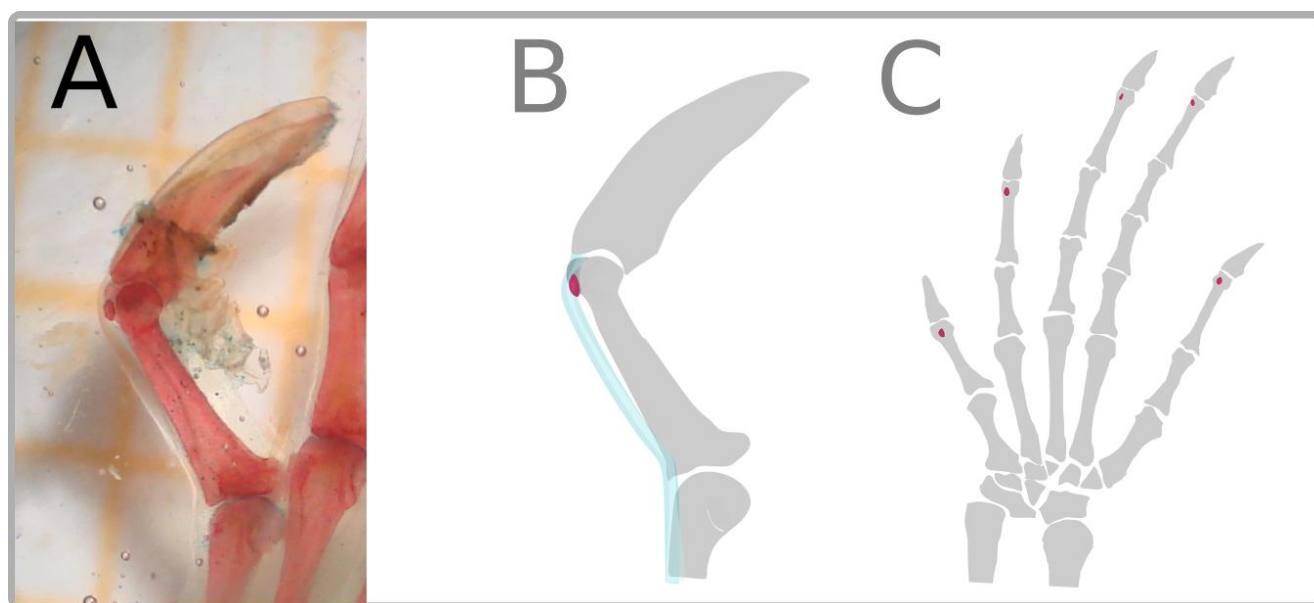


Fig. 1.21: La imagen muestra la forma, distribución y relaciones de los sesamoides digitales dorsales. A. Fotografía del dedo I en vista lateral de *Cnemidophorus ocellifer* (Teiidae). En la terminación distal

de la falange pre-ungueal se observa un sesamoide de forma sub-circular en el que dorsalmente se adhiere el tendón extensor digitorum brevis. **B.** Esquema de A, en gris se muestran las falanges, en morado al sesamoide digital dorsal y en tonos celestes al tendón del músculo extensor digitorum brevis. **C.** Esquema de una vista dorsal de la mano izquierda de *Phymaturus* sp. (Liolaemidae). Mostrando cómo se distribuyen los sesamoides digitales dorsales en las articulaciones terminales I a V.

Los SDD están ubicuamente presentes en la mano de los distintos linajes de Squamata. Sobre un total de 23 familias relevadas, está presente en 21 (91%) y completamente ausentes en la muestra correspondiente a Chamaeleonidae (Tabla 1.7). De los 56 géneros considerados, está presente en 35 (62,5%) y en 139 de 185 especies consideradas (75,13%). Se han registrado cinco familias (Corytophanidae, Gymnophthalmidae, Phyllodactylidae, Scincidae, Sphaerodactylidae) sin sesamoide digitorum manus. Las 18 familias restantes presentan el SDD en todos los miembros muestreados (Anguidae, Agamidae, Bipedidae, Carphodactylidae, Dactyloidae, Eublepharidae, Gekkonidae, Gymnophthalmidae, Iguanidae, Lacertidae, Liolaemidae, Phyllodactylidae, Polychrotidae, Phrynosomatidae, Scincidae, Shinisauridae, Teiidae, Tropiduridae, Varanidae y Xantusiidae).

Tabla 1.7

Taxa	SMC	SDD	Referencia
Anguidae			GF
<i>Calotes versicolor</i>	x	x	Jerez <i>et al.</i> (2010)
Agamidae			
<i>Uromastyx</i> sp.	-	?	GF
<i>Physignathus cocincinus</i>	-	x	GF
Bipedidae			
<i>Bipes canaliculatus</i>	-	x	GF
Carphodactylidae			
<i>Nephrurus deleani</i>	?	x	GF
Chamaeleonidae			
<i>Chamaleo dilepis</i>		-	Herrell <i>et al.</i> (2012)
<i>Chamaleo namaquensis</i>		-	Herrell <i>et al.</i> (2012)
<i>Chamaleo jacksonii</i>	-	-	GF
<i>Bradypodion occidentale</i>		-	Herrell <i>et al.</i> (2012)
<i>Bradypodion damaranum</i>		-	Herrell <i>et al.</i> (2012)
<i>Brookesia</i> sp.	-	-	GF
Corytophanidae			
<i>Basiliscus</i> sp.	-	-	Otero y Hoyos (2013)
<i>Basiliscus</i> sp.	?	x	GF
Dactyloidae			
<i>Anolis auratus</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis aequatorialis</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis “anoriensis”</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis “podocarpus”</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis calimae</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis chloris</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis danieli</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)

<i>Anolis eulaemus</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis fitchi</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis fraseri</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis gemmosus</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis heterodermus</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis jacare</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis latifrons</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis ortonii</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis otongae</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis peraccae</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis punctatus</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis transversalis</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis agassizi</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis apollinaris</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis gundlachi</i>	-	x	GF
<i>Anolis antonii</i>	-	x	GF, Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis chrysolepis</i>	-	x	GF
<i>Anolis ventrimaculatus</i>	-	x	GF, Otero y Hoyos (2013)
<i>Anolis maculiventris</i>	-	x	GF
<i>Anolis mariarum</i>	-	x	GF
<i>Anolis tolimensis</i>	x	x	GF
<i>Anolis trachyderma</i>	x	x	GF
Diplodactylidae			
<i>Hoplodactylus pacificus</i>	-	?	GF
Eublepharidae			
<i>Aleuroscalabotes felinus</i>	?	?	
<i>Eublepharis macularius</i>	-	x	GF
<i>Eublepharis angramainyu</i>	?	x	
Gekkonidae			GF
<i>Afroedura transvaalica</i>	?	?	GF
<i>Cyrtopodium (Agamura)</i>	?	?	GF

<i>agamuroides</i>			
<i>Chondrodactylus angulifer</i>	?	x	GF
<i>Hemidactylus mabouia</i>	x	x	GF
<i>Hemidactylus brooki</i>	x	x	Otero y Hoyos (2013)
Gymnophthalmidae			
<i>Anadia bogotensis</i>	-	x	GF, Otero y Hoyos (2013)
<i>Bachia bicolor</i>	-	-	GF
<i>Cercosaura parkeri</i>	x	x	GF
<i>Cercosaura schreibersii</i>	x	x	GF
<i>Leposoma rugiceps</i>	-	-	GF, Otero y Hoyos (2013)
<i>Leposoma southi</i>	-	-	Otero y Hoyos (2013)
<i>Pholidobolus montium</i>	-	x	GF, Otero y Hoyos (2013)
<i>Ptychoglossus bicolor</i>	-	?	GF
<i>Ptychoglossus bicolor cf.</i>	-	x	GF
<i>Ptychoglossus cf. bicolor cf.</i>	x	x	GF
<i>Ptychoglossus stenolepis</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Tretioscincus bifasciatus</i>	-	x	GF, Otero y Hoyos (2013)
<i>Prionodactylus argulus</i>	-	x	GF, Otero y Hoyos (2013)
<i>Prionodactylus vertebralis</i>	?	x	GF, Otero y Hoyos (2013)
<i>Proctoporus striatus</i>	-	x	GF
<i>Riama striata</i>	-	-	Otero y Hoyos (2013)
Iguanidae			
<i>Iguana iguana</i>	-	x	GF
Lacertidae			
<i>Takydromus sexlineatus</i>	?	x	GF
Leiosauridae			
<i>Leiosaurus catamarcensis</i>	-	x	Jerez <i>et al.</i> (2010)
<i>Leiosaurus paronae</i>	-	x	GF.
Liolaemidae			
<i>Liolaemus abdalai</i>	-	x	GF
<i>Liolaemus albiceps</i>	x	x	GF; Jerez <i>et al.</i> (2008).

<i>Liolaemus argentinus</i>	-	x	GF
<i>Liolaemus atacamensis</i>	-	x	GF
<i>Liolaemus</i>			
<i>austromendocinus</i>	-	x	GF
<i>Liolaemus bibroni</i>	?	x	GF
<i>Liolaemus bitaeniatus</i>	?	x	GF
<i>Liolaemus capillitas</i>	x	x	GF
<i>Liolaemus chacoensis</i>	x	x	GF
<i>Liolaemus chaltin</i>	-	x	GF
<i>Liolaemus chiloensis</i>	-	x	GF
<i>Liolaemus dorbignyi</i>	x/-	x	GF
<i>Liolaemus grosseorum</i>	x/-	x	GF
<i>Liolaemus incayali</i>	?	x	GF
<i>Liolaemus irregularis</i>	x	x	GF
<i>Liolaemus kingii</i>	-	x	GF
<i>Liolaemus koleng</i>	-	x	GF
<i>Liolaemus koslowskyi</i>	x/-	x	GF
<i>Liolaemus kriegi</i>	-	x	GF
<i>Liolaemus nigromaculatus</i>	x	?	GF
<i>Liolaemus pictus</i>	-	x	GF
<i>Liolaemus cuyanus</i>	-	x	GF
<i>Liolaemus schroecchii</i>	-	x	GF
<i>Liolaemus azarai</i>	x/-	x	GF
<i>Liolaemus magellanicus</i>	-	x	GF
<i>Liolaemus multicolor</i>	x/-	x	GF
<i>Liolaemus neuquensis</i>	x	x	GF
<i>Liolaemus nigromaculatus</i>	-	x	GF
<i>Liolaemus nigroviridis</i>	x/-	x	GF
<i>Liolaemus magellanicus</i>	-	x	GF
<i>Liolaemus crepuscularis</i>	x	?	GF
<i>Liolaemus orientalis</i>	-	x	GF

<i>Liolaemus ornatus</i>	?	x	GF
<i>Liolaemus pagaburoi</i>	x/-	x	GF
<i>Liolaemus platei</i>	-	x	GF
<i>Liolaemus lavillai</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus adrianae</i>	-	?	GF
<i>Phymaturus aguanegra</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus dorsimaculatus</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus maulense</i>	?	x	GF
<i>Phymaturus excelsus</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus indistinctus</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus laurenti</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus mallimacci</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus patagonicus</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus roigorum</i>	?	x	GF
<i>Phymaturus spurcus</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus tenebrosus</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus aguanegra</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus calcogaster</i>	-	?	GF
<i>Phymaturus casposo</i>	-	?	GF
<i>Phymaturus extridilus</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus gualcamayo</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus nevadoi</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus palluma</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus punae</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus querque</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus zapalensis</i>	-	x	GF
<i>Phymaturus laurenti</i>	-	x	GF
Phyllodactylidae			
<i>Garthia gaudichaudii</i>	-	?	GF
<i>Homonota whitii</i>	?	x	
<i>Thecadactylus rapicauda</i>	-	-	Otero y Hoyos (2013)

Polychrotidae			
<i>Anisolepis longicauda</i>	-	?	GF
<i>Polychrus acutirostris</i>	-	x	GF
<i>Polychrus marmoratus</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
Phrynosomatidae			
<i>Callisaurus draconoides</i>	-	x	Jerez <i>et al.</i> (2010)
<i>Sceloporus sp.</i>	-	x	
<i>Uta stansburiana</i>	-	x	Jerez <i>et al.</i> (2010)
Scincidae			
<i>Mabuya mabouya</i>	x/-	x	GF, Otero y Hoyos (2013)
<i>Mabuya cf. bicolor</i>	x	x	GF
<i>Mochlus sundevalli</i>	x	x	GF
<i>Trachylepis maculilabris</i>	x	x	Jerez <i>et al.</i> (2010)
<i>Leiolopisma</i>			
<i>austrocaledonium</i>	?	?	GF
<i>Leptosiaphos sp.</i>	-	-	GF
Shinisauridae			
<i>Shinisaurus sp.</i>	-	x	Jerez <i>et al.</i> (2010)
Sphaerodactylidae			
<i>Gonatodes albogularis</i>	-	-	Otero y Hoyos (2013)
<i>Gonatodes concinnatus</i>	-	x	Otero y Hoyos (2013)
<i>Pseudogonatodes</i>	x	?	GF
Teiidae			
<i>Ameiva ameiva</i>	-	x	GF
<i>Ameivula cf. abalosi</i>	-	x	GF
<i>Cnemidophorus</i>			
<i>longicaudus</i>	-	x	GF
<i>Cnemidophorus lacertoides</i>	-	x	GF
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	-	x	GF, Otero y Hoyos (2013)
<i>Kentropix viridistriga</i>	-	x	GF
Tropiduridae			









<i>Stenocercus doellojuradoi</i>	-	x	GF
<i>Stenocercus</i>			
<i>traechecephalus</i>	-	x	GF; Otero y Hoyos (2013)
<i>Tropidurus torquatus</i>	?	?	
<i>Tropidurus melanopleurus</i>	-	x	GF
<i>Tropidurus etheridgei</i>	-	x	GF
<i>Tropidurus guarani</i>	-	?	GF
<i>Tropidurus spinulosus</i>	x/-	x	GF
<i>Tropidurus torquatus</i>	x/-	x	GF
Varanidae			
<i>Varanus salvator</i>	?	x	Haines, 1950
<i>Varanus cf. niloticus</i>	-	x	GF
Xantusiidae			
<i>Lepidophyma gaigeae</i>	-	x	Jerez <i>et al.</i> (2010)
<i>Xantusia riversiana</i>	-	x	Jerez <i>et al.</i> (2010)
<i>Xantusia henshawi</i>	-	x	Jerez <i>et al.</i> (2010)
<i>Xantusia vigilis arizonae</i>	-	x	Jerez <i>et al.</i> (2010)
<i>Xantusia vigilis vigilis</i>	-	x	Jerez <i>et al.</i> (2010)

Tabla 1.7. La tabla muestra la presencia/ausencia de los sesamoides de los rayos de la mano de Squamata. SDD: Sesamoides Dorsales de los Dedos; SMC: Sesamoides ventrales de los metacarpales. Se registraron datos de 25 familias de Squamata y 166 especies. "x"= presencia, "-"= ausencia. x/-": El taxón presenta una condición polimórfica. Algunos ejemplares poseen el sesamoide (x) y otros ejemplares no (-). El SDD está típicamente presente. Su ausencia se registró en el menos algún taxón de las familias Chamaeleonidae, Corytophanidae, Gymnophthalmidae, Phyllodactylidae, Scincidae y Sphaerodactylidae. El SMC está típicamente ausente, registros no dudosos se corresponden a al menos un taxón de las familias Anguidae, Dactyloidae, Gekkonidae, Gymnophthalmidae, Liolaemidae, Scincidae, Sphaerodactylidae y Tropiduridae.

Elementos Parafalangeales en Gekkonidae y Phyllodactylidae (Tabla 1.8)

Los elementos parafalangeales o parafalanges son estructuras típicamente pares localizadas en las regiones medial y lateral de algunas articulaciones inter-falangeales y metacarpo falangeales. Se reportaron 16 géneros con elementos parafalangeales, todos ellos pertenecientes a las familias Gekkonidae y Phyllodactylidae. En esta tesis se agrega un nuevo registro correspondiente al género *Homonota* (Phyllodactylidae). Los elementos parafalangeales de *Homonota* se sitúan lateral y medialmente respecto a la articulación metacarpo-falangeal de los dedos II a V. Son relativamente pequeños y presentan forma discoidal. En algunos casos los elementos parafalangeales del mismo par presentan diferentes tamaños. Las estructuras se tiñen de rojo en los ejemplares teñidos diferencialmente con Rojo de Alizarina- Azul de Alzian revelando la presencia de calcio. Se encuentran incluidos en los tendones extensores laterales de los dedos, de manera que se categorizan como sesamoides de tipo embebidos. Los elementos parafalangeales en *Homonota* se registraron en cinco especímenes de *Homonota fasciata* (UNNEC 07717, UNNEC 09158, SAUR 281 00794-2, FML 01751-2, FML 01571-2). No se encontró ningún espécimen de esta especie sin parafalanges. Los elementos parafalangeales no se encontraron en otras especies del género que fueron examinadas (*H. darwini*; *H. whitii* y *H. uruguayensis*).

Tabla 1.8

Género	Morfología	Pads	Referencia
Gekkonidae			
<i>Gehyra</i>		P	Wellborn (1933); Stephenson (1960); Gamble <i>et al.</i> (2012)
<i>Uroplatus</i>		P	Wellborn (1933); Russell y Bauer (1988); Gamble <i>et al.</i> , (2012).
<i>Hemidactylus</i>		P	Wellborn (1933); Stephenson (1960); GF.
<i>Lygodactylus</i>		P	Wellborn (1933); Gamble <i>et al.</i> (2012).
<i>Hemiphyllodactylus</i>		P	Kluge (1966); Gamble <i>et al.</i> (2012).
<i>Perochirus</i>		P	Russell y Bauer (1988); Gamble <i>et al.</i> (2012)
Phyllodactylidae			
<i>Homopholis</i>		P	Russell y Bauer (1988); Gamble <i>et al.</i> (2012).
<i>Calodactylodes</i>		P	Russell y Bauer (1988); Gamble <i>et al.</i> (2012).




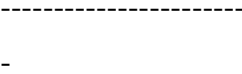



<i>Pachydactylus</i>		P/A	Haacke (1976b); Russell y Bauer (1988); GF.
<i>Blaesodactylus</i>		P	Gamble <i>et al.</i> (2012).
<i>Geckolepis</i>		P	Gamble <i>et al.</i> (2012).
<i>Afroedura</i>		P	Gamble <i>et al.</i> (2012).
<i>Phyllopezus</i>		P	Russell y Bauer (1988); Gamble <i>et al.</i> (2012).
<i>Thecadactylus</i>		P	Russell y Bauer (1988), Gamble <i>et al.</i> (2012); GF.
<i>Homonota</i>		A	GF.

Tabla 1.8. La tabla muestra los géneros en los que se han registrado elementos parafalangeales (Columna 1). Siempre que estuvo disponible se incluyó un esquema de la morfología (gris oscuro) y la distribución de los elementos parafalangeales en torno al dedo IV (gris claro). Los esquemas de los dedos están dispuestos de manera horizontal con su región proximal hacia la izquierda (Columna 2). La tercera columna indica la presencia (P) o ausencia (A) de almohadillas adhesivas (*pads*) en el género. Los taxa polimórficos para el carácter se indican con P/A. La cuarta columna indica la fuente de referencia de los datos. Todos los registros corresponden a taxa de las familias Gekkonidae y Phyllodactylidae. * Russell y Bauer (1988) no encontraron elementos parafalangeales en *Ptychozoon* y sugieren que Wellborn (1933) podría haber evaluado *Cosymbotus* con *Ptychozoon*.

Discusión

Carpó

Los resultados aquí presentados muestran que el carpo de los Squamata es un complejo esquelético altamente conservado entre los linajes que de este gran clado. Esta constancia radica en el número de piezas y los tamaños relativos de los elementos carpales prácticamente invariable. Esto es particularmente interesante si se lo compara por ejemplo, con Mammalia donde el carpo se ha diversificado notablemente (Polly *et al.* 2007). Si consideramos al sesamoide palmar como pieza del carpo, es entonces la pieza que exhibe mayor variabilidad en tamaño, forma morfológica y número de sesamoides palmares. Respecto al tamaño este puede equivaler al tamaño del ulnar, ser más chico que éste o incluso faltar. A pesar de ser una región muy conservada, existen discrepancias en las interpretaciones de la identidad de las piezas carpianas. Muchos autores (Romer, 1956; Fabrezi *et al.*, 2007; Russell y Bauer, 2008; Leal *et al.*, 2010) consideran que el carpo de lagartijas se compone de nueve huesos incluyendo al pisiforme.

La identidad del hueso pisiforme ha sido sujeto de antiguas discusiones habiendo sido considerado un miembro de la serie central del carpo (Gillies, 1929; Diaz y Trainor, 2015), un vestigio de un dedo ancestral (el post-minimus, ver Gillies, 1929), o un sesamoide (Haines, 1969; Fabrezi *et al.*, 2007). La identificación del pisiforme como un sesamoide se basó en ciertas características que se consideraron inusuales: su tamaño, su posición más ventral respecto a las demás piezas carpianas y su íntima relación con el tendón flexor carpi ulnaris (Haines, 1969). A estas características, consideradas inusuales, se le suma que la osificación está retrasada de manera considerable siendo el último hueso del carpo en osificar (Rieppel, 1992; May, 1996; Fabrezi *et al.*, 2007). Además se plantea como argumento a favor de la identidad sesamoidea del pisiforme que éste no se originaría por **ramificación** y segmentación del arco digital (Fabrezi *et al.*, 2007). May (1996) apoya la antigua idea propuesta por Gillies (1929) y sugiere entonces que el carpo ancestral de amniota habría estado formado por 11 piezas distribuidas en tres filas. Una fila proximal con tres huesos (ulnar, radial e intermedio), una fila central con tres huesos (central medial, central lateral y el pisiforme) y una fila distal con los cinco elementos distales típicamente encontrados en Squamata. Según esta teoría, el más lateral de los elementos de la fila central habría sido desplazado lateralmente hasta alcanzar la posición en que encontramos al pisiforme en el carpo de Squamata. Recientemente Diaz y Trainor (2015) encontraron

que en tres géneros de la Familia Chamaeleonidae, el pisiforme resulta de una segmentación del ulnar durante el desarrollo ontogenético quitando apoyo a la teoría sobre la naturaleza sesamoidea del pisiforme y apoyando a Gillies (1929). Si bien la posibilidad de asignarle una identidad al pisiforme esta fuera del alcance de esta tesis, los datos aquí presentados muestran que el tamaño del pisiforme no es inusual respecto al de las piezas carpianas, dado que está incluido dentro de un rango de variación en el que radial y ulnar son los de mayor tamaño y el carpal distal uno, el de menor tamaño. Respecto a su posición, el pisiforme comparte el plano ventral junto con el proceso radial, de manera que este atributo tampoco representa una singularidad del pisiforme. Adicionalmente, el pisiforme se encuentra presente incluso en taxa con gran reducción de piezas carpianas como es el caso de *Bachia bicolor*. Estas características morfológicas apoyan la idea de que esta pieza sea parte del plan básico del carpo en lagartijas y no un sesamoide adicional.

El intermedio es una pieza carpiana presente en muchos tetrápodos fósiles y actuales ubicada entre el radial y el ulnar. Su registro se remonta a los *stem* tetrápodos más basales, los rizodóntidos (Devónico Superior al Carbonífero Superior). Entre los tetrápodos basales, el intermedio se presenta también en formas más derivadas como *Panderichthys*, *Acanthostega*, *Ichthyostega* o *Tulerpeton* (Coates y Ruta, 2007). Entre los tetrápodos actuales, el intermedio, se mantuvo en muchos grupos tales como tuataras (Regnault *et al.*, 2016a), tortugas (Burke y Alberch, 1985) y sinápsidos (Flower, 1885). Estaría ausente en anfibios actuales aunque Fabrezi y Barg (2001) encontraron un intermedio embrionario que culmina fusionándose al ulnar. En Squamata se ha reportado ocasionalmente la presencia de un hueso intermedio, aunque con evidencias débiles que sustenten su homología con el intermedio del carpo tetrápodo ancestral (Coates y Ruta, 2007). En general estos reportes se basaron en la identificación de la pieza en especímenes adultos sin haber estudiado su ontogenia. En general los reportes corresponden al sesamoide axial y lo identifican como intermedio (Tabla 1.5) (Stokely, 1950; Renous-Lécuru, 1973; Landsmeer, 1983; Caputo *et al.*, 1995; Fabrezi *et al.*, 2007; Otero y Hoyos, 2013). Sin embargo, este hueso se encuentra embebido en un ligamento (ligamento ulna-radial, ver figura 1.16) y sin conexión directa con ningún hueso carpiano. Si seguimos la definición que Vickaryous y Olson (2007) proponen para sesamoides (ver arriba) la pieza discutida, se concluye aquí, es un sesamoide de tipo embebido. Caldwell *et al.* (1995) y Gauthier *et al.* (2012) también reportan la presencia de un intermedio de tamaño reducido en *Carsosaurus marchesetti* un mosasáurido del Cretácico Tardío y en *Tupinambis teguixin*, un teído actual. Estos registros sí corresponden a un hueso articulado con los demás huesos carpales en la ubicación precisa esperable

para un intermedio y notablemente distinto respecto al sesamoide axial. En los ejemplares presentados en esta tesis no mostraron la presencia de una estructura que corresponda al criterio topológico de un intermedio apoyando el postulado de la ausencia de intermedio en escamados actuales. Fabrezi *et al.* (2007), en su estudio sobre el desarrollo de los miembros de lagartijas, a pesar de interpretar un sesamoide axial como intermedio en ejemplares adultos, no encontraron un intermedio embrionario. Esto refuerza la idea de la ausencia de intermedio en el clado. Su presencia en *C. marchesetti* y *T. teguixin* podrían representar un casos de atavismo, por ser tan casos tan excepcionales. Como se indicó previamente, el carpo de Squamata típicamente se describe como configurado en tres filas de huesos desde la región proximal a la región distal, la primera fila corresponde al radial, ulnar y pisiforme, seguida por la fila del central y finalmente la fila de los carpales distales. Esta descripción típica alude a la configuración plesiomórfica de amniotas en la que la fila proximal se constituye por el radial, el intermedio y el ulnar, la fila del medio se constituye por dos centrales y la fila distal se constituye por cinco carpales distales (Romer, 1956; Hopson, 1995). En los Squamata actuales hay, sin embargo, un único central, el intermedio típicamente está ausente y las tres líneas quedan redistribuidas en solo dos filas. Esta distribución espacial de las piezas en dos filas es especialmente clara en aquellos linajes de Squamata en los que el central está alargado próximo-distalmente y se ubica entre los huesos radial y ulnar (ver Figura 1.6) como ocurre en Tropiduridae, Dactyloidae y familias de Gekkota. Adicionalmente según un criterio topológico, el pisiforme se incluye en la fila proximal, a pesar de ser considerado por algunos autores como May (1996) miembro de la fila central.

El hueso central presenta notable variación en sus proporciones intrínsecas (índice del hueso central, Fig. 1.6). Esta variación ya había sido reportada por Fontanarrosa y Abdala (2014) desde una perspectiva cualitativa, en la que tal variación fue asociada con la adquisición de prensilidad en Gekkota, Polychrotidae y Dactyloidae. El abordaje cuantitativo aquí presentado explora esta variación con mayor detalle y en un mayor número de linajes. Abordajes morfo-funcionales sobre el hueso central serán expuestos en el Capítulo 4.

Túnel carpiano. En este trabajo se describe un canal carpiano en lagartijas que presenta dos puntos de anclaje proximales (el proceso radial y el pisiforme) y dos puntos de anclaje distales (el proceso ventral del CdIV y el proceso ventral del CdV) en donde se ancla el ligamento carpal transversal (Fig. 1.4 A y C) cerrando el túnel. Es interesante notar que tanto el CdIV como el CdV presentan procesos ventrales, mientras que en el hamate en terápsidos, resultante de la fusión del CdIV y el CdV (Hopson, 1995), se presenta un único proceso prominente que da el nombre de ganchoso a esta pieza en

humanos (ver Tabla 1.3). Podría pensarse que el proceso ventral del CdV es homólogo del gancho del hamate dado que, en los humanos, el gancho de este hueso tiene una posición marcadamente lateral, tendiendo hacia el rayo V más que al IV. Alternativamente el gancho del hamate podría representar la fusión de ambos procesos de los CdIV y V.

Una diferencia notoria entre el túnel carpiano descrito para humanos y el que se describe aquí para lagartijas radica en la presencia del sesamoide palmar, exceptuando a casi todos los Gekkota que no lo presentan (ver Tabla 1.6). De esta manera podríamos considerar que el cerramiento del túnel carpiano de lagartijas estaría conformado no sólo por el ligamento carpiano transversal, sino adicionalmente por una placa ósea rígida. El sesamoide palmar brindaría un refuerzo de protección al constituirse de un biomaterial (el hueso) más duro que un ligamento (Ross y Pawlina, 2007) generando un mayor aislamiento dentro del túnel.

Metacarpo

A nivel metacarpal los Squamata presentan una condición mesaxónica (Gavrilov, 1959) ya que es el McIII el que presenta la mayor longitud en todos los grandes grupos (Figs. 1.8 y 1.11). La condición amniota primitiva corresponde a un incremento en longitud desde el primer al cuarto metacarpal, con un decrecimiento en el quinto (Hopson, 1995). De esta manera la condición mesaxónica es una característica derivada presente en Lepidosauria, ya que además de estar presente de manera constante en Squamata, también se presenta en *Sphenodon punctatus* (interpretado en base a Regnault *et al.*, 2016a). Hopson (1995), sin embargo, manifiesta que la condición plesiomórfica de las proporciones metacarpales es preservada en Squamata.

En Mamíferos se observa un fenómeno de tendencia filético de ecualización metacarpal, condición en la cual la diferencia de longitudes entre los metacarpales ha disminuido a lo largo del árbol filogenético (Hopson, 1995). Entre los Squamata, se observa uniformidad metacarpal en Chamaeleonidae, Phyllodactylidae y Gekkonidae (Fig. 1.8. A y B). Hopson (1995) encontró una correlación entre la ecualización metacarpal, el acortamiento en la longitud de las falanges y la pérdida de las mismas, todos ellos fenómenos presentes en Chamaeleonidae (*Bradipepsia damaranum*; *Bradypodion occidentale*; *Brookesia* sp.; *Chamaleo dilepis* y *Chamaleo namaquensis*; *Ctenophorus* sp., Tabla 1.4). En Phyllodactylidae se presentan casos de pérdida de falanges (*Assacus* sp.; *Geymodactylus geckoides*, Tabla 1.4) pero no hay una reducción evidente de la longitud de las falanges. En Gekkonidae por su parte no se ha reportado ni disminución en la longitud de las falanges ni pérdida de las mismas. Sin embargo es posible pensar que en Squamata, al menos en camaleones,

también exista una relación entre la ecualización metacarpal y la disminución y pérdida de falanges como sugiere Hopson (1995).

Existen algunas excepciones al patrón mesaxónico como en Bipedidae, familia que muestra la condición entaxónica al ser el McII, ubicado en la región pre-axial de la mano, la pieza de mayor longitud. Esto parece relacionarse con los hábitos cavadores de estos organismos ya que un autopodio entaxónico permite cavar con movimientos ventro-laterales que mejoran la locomoción en túneles subterráneos (Kümmell y Frey, 2012b). En el Capítulo 6 se desarrollarán aspectos sobre indicadores óseos de funciones cavadoras.

El rango de ángulos de divergencia es particularmente amplio entre los Squamata (Fig. 1.12), el hecho de haberlos medido en la región metacarpiana y no en los dedos resultó importante, dado que además de ser una región empaquetada por tejidos blandos que limitan los movimientos de los metacarpales, contribuyendo a evitar artefactos en la medición, las articulaciones carpo-metacarpales descritas de los rayos I a IV son de tipos planas, permitiendo un grado de deslizamiento reducido. Este tipo de articulación previene la abducción-aducción, movimientos que podrían implicar variaciones posturales en la medición del ángulo. La articulación carpo-metacarpal del rayo V, a diferencia de las demás articulaciones CMC fue descrita en este trabajo como de tipo elipsoide (Neumann, 2010). Dado que este tipo de articulación sí permite abducción-aducción, podría haber generado alguna fuente de error en la medición de ángulos debida a las posibilidades de movimiento de este metacarpal.

La clasificación de la articulación CMC del rayo V de tipo elipsoide es particularmente interesante al analizar las diferentes especializaciones adquiridas por la mano en los tetrápodos (Fig. 1.9). Mientras en diversos grupos como mamíferos y anfibios se adquirió una especialización pre-axial en sus manos (Napier, 1956; Endo, *et al.*, 2001; Sargis, 2001; Sheil y Alamillo, 2005), la mano de Squamata podría suponer una especialización post-axial. El hecho de que el ángulo de divergencia entre metacarpales III-V sea significativamente mayor al ángulo I-III refuerza esta especialización.

Dígitos

Las variaciones en la fórmula falangeal en amniotas son reducciones y adiciones en número de falanges. Estas dos direcciones de cambio difieren considerablemente en frecuencia de ocurrencia. El aumento en el número de falanges es un proceso infrecuente en los amniotas terrestres, mientras que las reducciones, sin ser un fenómeno frecuente, presentan mayor frecuencia relativa (Fedak y Hall, 2004). Los registros de adiciones de falanges (**hiperfalangia**) se reportan mucho más a menudo en

amniotas acuáticos que en terrestres (Fedak y Hall, 2004). Entre los Squamata, los mosasáuridos representan un grupo secundariamente acuático del Cretácico tardío. Estos animales presentan hiperfalangia en los miembros anteriores y posteriores (Tabla 1.4). Greer (1991) hizo una revisión en la que intentó identificar todos los linajes de Squamata que sufrieron reducción de miembros, entendido como la pérdida de uno o más huesos. Reportó este tipo de reducción 62 veces en 53 linajes. Comparando las frecuencias de pérdida-ganancia de falanges dentro de Squamata, estimó que la pérdida de una o más falanges es 5,3 veces más común que la ganancia de una única falange (Greer, 1991). Según los reportes de esta tesis, que incluyen entre otros los datos provistos por Greer (1991 y 1992), la pérdida de falanges es 4,7 veces más frecuente que el incremento de falanges; una cifra algo menor a la reportada por Greer (1991) pero aún así muestra una diferencia muy grande entre ambos fenómenos.

Los datos que aquí se presentan apoyan la noción general que establece que el incremento de falanges está fuertemente penalizado en los Squamata terrestres (Fedak y Hall, 2004; Galis *et al.*, 2010). En la muestra aquí analizada, sólo ocurre aumento del número de falanges en las familias Gekkonidae, Phyllodactylidae, Bipedidae y Scincidae. En Gekkonidae los géneros con hiperfalangia (*Chondrodactylus*, *Colopus*, *Pachydactylus* y *Rhoptropella*) están altamente emparentados (Gamble *et al.*, 2012) y probablemente corresponda a un único evento de adición de falanges. Greer (1992) advirtió que todos los incrementos en número de falanges ocurren en los márgenes del autopodio en función de que las adiciones reportadas corresponden a los dedos I, IV y V. El caso de los Squamata fósiles de vida acuática, Mossasauridae, sí se reportan aumentos en cualquiera de los dedos y adiciones de varias falanges por dedo (ver Tabla 1.4).

Greer (1992) advirtió también que en Squamata terrestres, cuando ocurren las adiciones, éstas no son más de seis falanges totales en un mismo dedo. Teniendo esto en cuenta, se puede hacer un cálculo del número total de combinaciones en número de falanges por cada uno de los cinco dedos, es decir, calcular el universo de fórmulas falangeales posibles. Estos cálculos representan reglas generativas para calcular el morfoespacio teórico de las fórmulas falangeales posibles. Si restringimos el número máximo de falanges que un dedo puede tener (basado en las evidencias empíricas presentadas por Greer (1992)), cada dedo puede tener siete opciones (0, 1, 2, 3, 4, 5 o 6 falanges), entonces el número de fórmulas falangeales posibles es 16.807 ($7*7*7*7*7$). Si usamos otra regla generativa que restrinja los cambios posibles a únicamente reducciones en el número de falanges a partir de la condición plesiomórfica (2-3-4-5-3), entonces el cálculo implica que para el dedo uno hay

tres posibilidades (0, 1 o 2); en el dedo dos hay cuatro posibilidades (0, 1, 2 o 3 falanges); en el dedo tres hay cinco posibilidades; en el dedo cuatro hay seis y en el dedo cinco hay cuatro. Bajo esta regla generativa basada sólo en reducciones, el morfoespacio teórico se constituye de un total de 1.440 fórmulas falangeales que difieren entre sí. Considerando ambas reglas generativas (aumentos y disminuciones o solo disminuciones) el número de potenciales fórmulas falangeales es muy elevado, especialmente si consideramos que el número de formulas falangeales reportadas para Squamata en esta tesis es solamente 37 (Tabla 1.4). Este desasuste entre lo numéricamente posible y lo existente da una pauta de la magnitud de las restricciones a la variación de la fórmula falangeal, probablemente de desarrollo (Futuyma, 1998). El origen de la variabilidad en longitud de los dedos recae en variaciones en las longitudes relativas de las falanges, dadas fuertes restricciones en la variación del número de falanges.

La ocurrencia de aumento y disminución del número de falanges puede ser un proceso evolutivo difícil de identificar dado que si, por ejemplo, en un mismo dedo se pierde una falange y aparece una nueva, la cifra de falanges para ese dedo se mantendrá inalterada. La identidad de cada falange a lo largo de un dedo es un tema altamente discutido y difícil de identificar. Sin embargo se pudo detectar efectivamente la co-ocurrencia de disminución/aumento en *Chondrodactylus angulifer* y *Colopus walhbergii* (ambos miembros de Gekkonidae) dado que los cambios ocurrieron en distintos dedos (ver Tabla 1.4).

Las restricciones en contra de aumentos o disminuciones parecen variar entre diferentes linajes. En Gekkota, Scincidae y Gymnophthalmidae estos cambios son muy frecuentes, mientras que en Dactyloidae y Liolaemidae, por ejemplo, no se reportan variaciones. En un solo caso la variación se reportó a nivel intra-específico, con *Bachia bicolor* (Gymnophthalmidae) exhibiendo dos fórmulas falangeales diferentes.

Es interesante tener en cuenta que la fórmula falangeal implica en sí mismo un conjunto de variables y que pueden o no evolucionar con cierto grado de integración modularidad.

La fórmula falangeal representa una oportunidad ideal para hacer estudios sobre cambios evolutivos ya que es una variable merística, no ambigua, que se obtiene con relativa facilidad de la literatura. Se han hecho muchos estudios sobre reducciones en dedos y falanges en Squamata (Greer, 1991; Shapiro *et al.*, 2003; Kohlsdorf y Wagner, 2006; Galis *et al.*, 2010) pero aún hay mucha información disponible para ayudar a entender restricciones evolutivas particulares. En este sentido la

recopilación de datos de fórmulas falangeales aquí presentados provee de gran potencial para futuros abordajes evolutivos de la mano.

Las articulaciones metacarpo-falangeales de tipo elipsoide permiten los movimientos de flexión-extensión y abducción-aducción (Neumann, 2010). La abducción-aducción de los dedos depende mayormente de esta articulación. Las articulaciones interfalangeales permiten solamente movimientos de flexión-extensión. Así, gracias a la articulación metacarpo-falangeal, las hendiduras interdigitales pueden variar su amplitud por combinaciones de abducción-aducción en dedos consecutivos. En la gran mayoría de los Squamata, las articulaciones de los rayos permiten movimientos de flexión, es decir movimientos que tienden a acercar las partes más distales hacia la mano (Kümmell y Frey, 2012). El movimiento opuesto, se denomina extensión dorsal y está marcadamente limitado. La morfología descrita en las falanges en la que existe una diferencia dorso-ventral de las estructuras articulares explica que con un único tipo de pieza se obtenga la polarización dorso-ventral de los movimientos relativos de las falanges, favorables a la flexión y desfavorables a la extensión (Kümmell y Frey, 2012a). La flexión-extensión de las sucesivas falanges pertenecientes a un mismo dígito depende del accionar de los tendones flexores y extensores de la mano. Los tendones flexores de los dedos que corren ventralmente a cada dedo, nacen de una de las ramas del músculo flexor digitorum longus. Al contraerse este músculo las falanges sucesivas de cada dedo se flexionan todas conjuntamente (Haines, 1950; Abdala y Moro, 2004; Abdala *et al.*, 2009), sin tener autonomía de movimiento una respecto a la otra, de manera similar a lo que ocurre en humanos (Neumann, 2010).

Sesamoides

Sesamoide axial. En este trabajo se ha reportado el sesamoide axial en 23 especies correspondientes a nueve familias de Squamata (Tabla 1.5). Algunas especies presentaron variación intra-específica con algunos ejemplares sin este sesamoide, por ejemplo *Cnemidophorus longicaudus* y *Cercosaura schreibersii*. La presencia variable de esta estructura, su falta de contacto con otros huesos del carpo y el hecho de estar embebida en un tendón (Fig. 1.12) apoya su identidad como hueso sesamoide, excluyendo la posibilidad de que sea un intermedio, esto a pesar de que algunos autores como Otero y Hoyos (2013) plantean que la estructura sería a la vez un intermedio reducido y un sesamoide. Sin embargo, sólo estudios embriológicos completos en especies con este hueso resultarían definitorios para su identificación.

Sesamoide palmar. Los sesamoides palmares en Squamata se presentan de manera muy frecuente (81% de las familias, 89% de los géneros; y el 89% de las especies aquí presentadas). En el clado Gekkota el sesamoide palmar está predominantemente ausente con un único registro, entre las especies aquí presentadas, correspondiente a *Hemidactylus mabouia*. El sesamoide registrado en *Hemidactylus mabouia* es una lamina muy delgada con una superficie pequeña, alargado próximo-distalmente, de manera que es posible que en ocasiones no resulte fácil advertir su presencia. Otero y Hoyos (2013) no encontraron sesamoide en otra especie del mismo género (*H. brooki*). Coincidentemente con los resultados aquí presentados, Otero y Hoyos (2013) tampoco encontraron sesamoides palmares en: *Gonatodes albogularis*, *G. concinnatus* ni en *Thecadactylus rapicauda*, tres especies también consideradas en este trabajo. El origen de esta pieza parece remontarse al origen de los tetrápodos (Ponssa *et al.*, 2010) y está presente en Lepidosauria (ver para Squamata: Abdala *et al.*, 2009; Jerez *et al.*, 2010; Otero y Hoyos, 2013; para Rhynchocephalia: Regnault *et al.*, 2016a) y en mamíferos (Hildebrand, 1985; Vickaryous y Olson, 2007).

La presencia o ausencia del sesamoide palmar ha sido asociada con la funcionalidad de las manos. Abdala *et al.* (2009) encontraron que un sesamoide palmar en *Pogona vitticeps* (Agamidae) le impide agarrar ramas finas, mientras que *Gecko gekko* (Gekkonidae) y *Anolis equestris* (Dactyloidae) con sesamoides ausentes o reducidos sí son capaces de flexionar sus manos para agarrarse de ramas finas. Hildebrand (1985) destaca la presencia de sesamoides palmares de gran superficie en las manos de algunos mamíferos cavadores. En los quirquinchos del género *Dasypus* spp. y el topo marsupial *Notoryctes typhlops* se caracterizan por tener un sesamoide palmar muy desarrollado. Los dos casos mencionados corresponden a animales cavadores y se interpreta que, en ellos, el sesamoide palmar podría ayudar a evitar la disipación de energía distribuyendo las fuerzas del músculo flexor digitorum profundus más eficientemente hacia los dedos. Adicionalmente, la presencia del sesamoide palmar podría asegurar que todas las garras se flexionen de manera conjunta (Hildebrand, 1985) funcionando como una pala. Es posible apreciar que entre las lagartijas, el sesamoide de la mano de *Bipes* es también un sesamoide muy desarrollado, cuya superficie ocupa casi toda la superficie ventral del carpo. Comparable a *Notoryctes typhlops*, el anfisbénidos *Bipes* utiliza activamente sus manos para cavar y desplazarse por los túneles que construye (Kley y Kearney, 2007).

Sesamoides de los rayos de la mano. La condición polimórfica de este carácter (presencia en algunos ejemplares y ausencia en otros) se presentó en una especie de la familia Scincidae (*Mabuya mabouya*), en dos especies de la familia Tropiduridae (*Tropidurus spinulosus* y *Tropidurus torquatus*)

y en seis especies de la familia Liolaemidae (*Liolaemus pagaburoi*; *L. multicolor*; *L. koslowskyi*; *L. grosseorum* y *L. dorbignyi*). En varios ejemplares a pesar de no encontrarse la estructura mencionada, el tendón flexor del músculo flexor digitorum longus exhibe una zona teñida de azul en la región en donde se encontraría el SMC (por ejemplo en *Liolaemus platei*).

El origen de los sesamoides ventro-distales de los metacarpales parece caracterizar a los amniotas dado que han sido reportados en Squamata, Dinosauria, Testudines, Pterosauria y Mammalia (Vickaryous y Olson, 2007). Regnault *et al.* (2016a) estudiaron la presencia de sesamoides en *Sphenodon punctatus* y no encontraron sesamoides ventro-distales en torno a los metacarpales del tuatara. Los sesamoides ventro-distales de los metacarpales, cuando están presentes, se distribuyen en los dedos I a V (ver Fig. 1. 16). Jerez *et al.* (2010) los reportaban como presentes en los dedos I a IV. En este trabajo se indica que estas piezas son por un lado, eventualmente difíciles de identificar, pudiendo ser esta la razón por la cual Jerez, *et al.* (2010) no lo registraron en el dedo V; por otro lado, con frecuencia, como en el caso de *Liolaemus koslowskyi*, estas piezas presentan una condición polimórfica, lo que hace que las inferencias al respecto deban ser particularmente cautas.

Sesamoides Dorsales de los Dígitos. Los sesamoides dorso-distales de los dedos mostraron ser muy constantes teniendo en cuenta diversas jerarquías taxonómicas en Squamata. La única familia en la que no se registraron en ninguno de sus miembros fue en Chamaeleonidae, familia que presenta modificaciones importantes en varios aspectos como se describió en resultados. Estos sesamoides serían al menos tan antiguos como el clado Reptilia dado que se encontraron presentes en una tortuga fósil, *Proganochelys quenstedti* del Triásico Tardío (230-200 millones de años atrás) (Vickaryous y Olson, 2007). Su presencia se mantiene en Lepidosauria, dado que además de reportarse en Squamata están presentes en *Sphenodon punctatus* (Regnault, *et al.*, 2016a). En este trabajo se muestra que los SDD se relacionan con los tendones del músculo extensor digitorum brevis por lo cual corresponden a sesamoides de deslizamiento. Contrariamente, Jerez *et al.* (2010) los habían catalogado como sesamoides embebidos. La fuerte constancia entre los representantes de Squamata de esta pieza apoya la idea de que los huesos sesamoides no son estructuras cuya presencia se explique totalmente por estímulos ambientales, en coherencia con los datos otorgados respecto a otros sesamoides y a otros linajes (Ponssa, *et al.*, 2010; Abdala *et al.*, 2017).

Elementos Parafalangeales. Los elementos parafalangeales se han descripto en relación a algunas articulaciones inter-falangeales (Russell y Bauer, 1988; Rothier *et al.*, 2017), de geckos de las familias Gekkonidae y Phyllodactylidae (Russell y Bauer, 1988; Russell, 2002; Gamble, *et al.*, 2012;

Otero y Hoyos, 2013). Además de presentarse en relación a las articulaciones inter-falangeales también se encuentran en relación a articulaciones metacarpo-falangeales (Fig. 4.4), como se observa en *Homonota* y *Hemidactylus*. Su constitución tisular es variable, pudiendo ser estructuras cartilaginosas, calcificaciones e incluso osificaciones (Wellborn, 1933; Haacke, 1976a, b; Russell y Bauer, 1988; Gamble *et al.*, 2012; Otero y Hoyos, 2013). Las estructuras parafalangeales están involucradas en las interacciones dinámicas entre el sistema adhesivo y el sustrato, con la prensilidad y la capacidad de cavar ((Russell and Bauer, 1988; Higham, 2015; Rothier *et al.*, 2017). Su presencia había sido reportada exclusivamente en algunas lagartijas portadoras de almohadillas adhesivas. La presencia de parafalanges en *Homonota fasciata* que carece de almohadillas adhesivas subdigitales extiende el dominio de estas estructuras a las formas terrestres y rupícolas. A pesar de que la condición carente de almohadillas es considerada ancestral para Gekkota, en Phyllodactylidae están muy difundidas y se perdieron en *Homonota* y *Garthia* (Gamble *et al.*, 2012). En este grupo, puede interpretarse que las parafalanges son estructuras vestigiales que en el pasado estuvieran asociadas con el sistema de almohadillas adhesivas en el ancestro de Phyllodactylidae.

La mano de Squamata como un todo es una estructura altamente compleja. McShea (1991) propone definir **complejidad** como el número de partes diferentes. La complejidad en este sentido puede traducirse en cantidad de información. Si se contabilizan los huesos de la mano de Squamata considerando carpianos (nueve), metacarpianos (cinco) y falanges (17 en una fórmula falangeal típica: 2-3-4-5-3) se obtienen una cifra de 31. Si a estos le sumamos los huesos sesamoides más recurrentes como los palmares (típicamente uno), ventrales de los metacarpales (cinco), dorsales de los dígitos (cinco), la sumatoria asciende a 42. Y si le sumamos los elementos parafalangeales (que rondan en 20 por mano), la cifra asciende a 62 huesos. Este valor supera ampliamente la cifra de un hemi-cráneo, un conjunto de piezas esqueléticas emblemático por su complejidad estructural (Netter, 2003) que, por ejemplo en humanos es 17. Si se lo compara con la columna vertebral de una serpiente, otro ícono de complejidad, el número de piezas de una mano es notablemente menor, ya que las serpientes tienen números variables de piezas superando el número 100 (Vitt y Caldwell, 2014). Las columnas vertebrales, tan complejas dada la cantidad de piezas, son simples respecto a su organización en una secuencia lineal. La complejidad manifiesta en las manos en Tetrapoda han brindado pistas clave sobre la evolución de este gran clado (Hall, 2007). El estudio de la mano en Squamata representa un aporte valioso para la interpretación de procesos y patrones macroevolutivos dentro y fuera de este

clado y brinda una oportunidad excepcional para el análisis comparado de las estructuras del esqueleto de los tetrápodos en el marco del paradigma de la complejidad.

CAPÍTULO 2

Función. La función prensilidad y sus características en Squamata

Resumen

Las estructuras prensiles son muy variables en la naturaleza. Entre éstas se pueden mencionar trompas, colas, lenguas, patas y manos. El concepto de prensilidad alude a un mecanismo que permite agarrar un objeto. La prensilidad ejercida por manos permite, o bien sujetar un objeto respecto de la mano, o bien sujetar al organismo respecto de un objeto, como por ejemplo la rama de un árbol. Estudios sobre la prensilidad manual se han enfocado principalmente en el desarrollo de esta función en humanos, donde se la ha asociado fuertemente a la evolución del uso y fabricación de herramientas. Fuera de los mamíferos y en particular, fuera de los primates, estudios sobre prensilidad son notablemente escasos. Diferentes autores proponen diversas definiciones de prensilidad que generalmente tienen una aplicación muy específica a un caso de estudio dado. Se propone en este capítulo la siguiente definición de prensilidad: *“es el rol mecánico de un sistema en el que dos o más piezas o partes de una estructura ejercen fuerzas perpendiculares al objeto que es agarrado. Las fuerzas (o sus componentes vectoriales) presentan igual módulo y sentidos opuestos. Los vectores de estas fuerzas se anulan entre sí, por lo que no se produce desplazamiento o rotación (torque) del objeto ni de la estructura prensil, generándose una situación mecánica estática”*.

Entre los organismos con prensilidad manual, algunos la ejercen mediante la aplicación de fuerzas opuestas usando distintas partes de la mano. Estas variantes en la manera de agarrar el objeto se denominan prensiones. Se describen en este capítulo ocho prensiones diferentes que son capaces de ejercer lagartijas de diversos linajes. Estas fueron clasificadas mediante una taxonomía de la prensilidad cuyos criterios de clasificación fueron: 1) el uso de grandes o pequeñas superficies de contacto, 2) las partes que se oponen entre sí para ejercer fuerza y 3) el uso de dedos virtuales. Estas ocho prensiones corresponden a tipos de la denominada prensión de potencia y prensión intermedia como se las conoce en humanos. Un tercer gran grupo de prensiones, las prensiones de precisión no fueron reportadas en lagartijas. Asimismo, algunas prensiones encontradas en lagartijas no fueron reportadas en humanos. En este análisis se revela la importancia de las hendiduras interdigitales en el ejercicio de la prensilidad en Squamata.

El conocimiento de la variabilidad de prensiones ejercidas por distintos linajes tetrápodos, podría ser de utilidad para la biomimesis de dispositivos prensiles que favorezcan tanto a sectores industriales como también en el contexto de la medicina traumatológica y ortopédica.

La Prensilidad

En la naturaleza se encuentra una sorprendente variedad de estructuras prensiles, tanto entre animales: mandíbulas de insectos (e.g. hormigas), tentáculos (e.g. cefalópodos), colas (primates, comadrejas, entre otros), lenguas (jirafas), labios (mamíferos en general), probóscides (elefantes), la columna vertebral (serpientes); manos y pies (anuros, salamandras, lagartijas, primates, marsupiales, entre otros); como entre las plantas: zarcillos y lianas (en diversas familias vegetales) (Fig. 2.1) (Cartmill, 1985; Mackenzie e Iberall, 1994). En términos generales, la prensilidad otorga dos grandes beneficios a un organismo: fijar un objeto con respecto a sí mismo (o bien fijarse a sí mismo respecto a un objeto o al sustrato).

Existen leyes físicas a las que se ven sujetos los organismos y, a través de ellos, los linajes a los que éstos pertenecen, que les imponen fuertes **restricciones físicas** a sus posibilidades evolutivas. Este entorno físico restringe la evolución del binomio forma-función (Futuyma, 1998). Entre las principales propiedades físicas que imponen los ambientes terrestres, cuyo medio es el aire, se encuentran la fricción y el campo gravitatorio de la Tierra (Legreneur *et al.*, 2013). En este escenario físico, la adhesión al sustrato representa un desafío importante para la locomoción en superficies complejamente estructuradas, siendo la prensilidad una manera particularmente efectiva de responder a estos desafíos físicos. Distintos organismos **trepadores** han adquirido independientemente prensilidad, función que representa uno de los mecanismos que, en conjunto con las fuerzas de succión, balanceo de brazos, y adhesiones al sustrato, permitieron la incursión en el eco-espacio arbóreo (Cartmill, 1985; Hildebrand y Goslow, 2001).

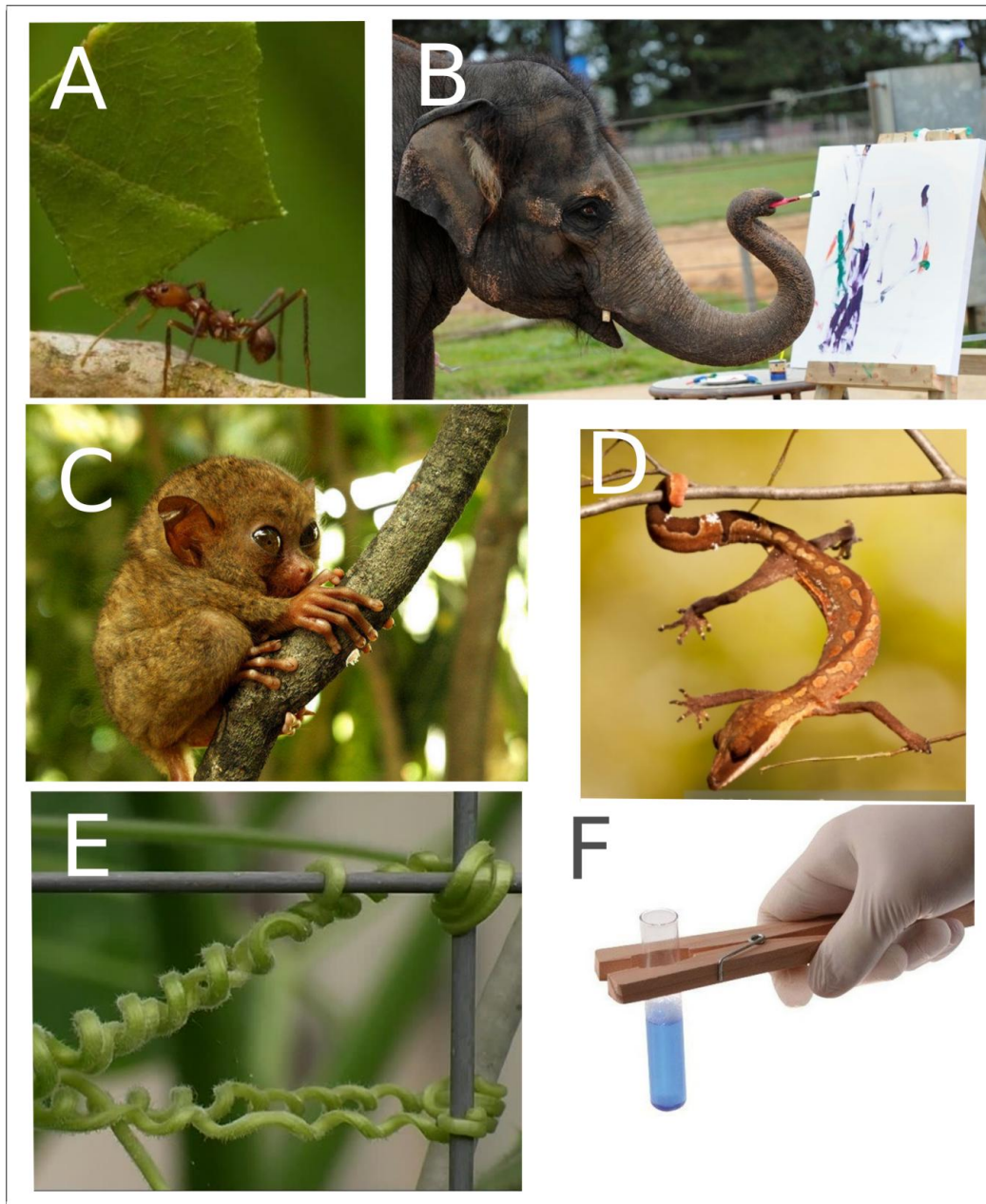


Fig. 2.1: Dispositivos prensiles. **A:** Hormiga cortadora agarrando una hoja a la que transporta con sus mandíbulas. **B:** Elefante africano sujetando un pincel con su trompa. **C:** Tarsero sujetándose de una rama mediante sus manos y patas prensiles. **D:** Gecko *Aleuroscalabotes felinus* sujetándose de una rama mediante su cola y mano prensiles. **E:** Zarcillos en una planta trepadora sujetándose de un alambre mediante el mecanismo de prensilidad. **G:** Mano humana (prensil) agarrando una pinza que a su vez sujeta a un tubo de ensayo también mediante el mecanismo de prensilidad.

El estudio de la prensilidad manual representa un área disciplinar que ha sido muy prolífica en el último siglo (Schlesinger, 1919; Napier, 1956; Landsmeer, 1962; Sussman, 1979; Kamakura *et al.*, 1980; Fearing, 1983; Cartmill, 1985; Iberall *et al.*, 1986, 1997; Iberall y MacKenzie, 1990; MacKenzie e Iberall, 1994; Gray *et al.*, 1997; Adams-Curtis *et al.*, 2000; Bicchi y Kumar, 2000; Iwaniuk y Whishaw, 2000; Sargis, 2001; Manzano *et al.*, 2008; Pouydebat *et al.*, 2008, 2014; Abdala *et al.*, 2009; Fröbisch y Reisz, 2009; Sustaita *et al.*, 2013; Fabre *et al.*, 2013; Fontanarrosa y Abdala, 2014, 2016; Peckre, *et al.*, 2016; entre muchas otras). La evolución de la prensilidad se ha asociado a muchas ventajas evolutivas como por ejemplo al uso de herramientas (Feix *et al.*, 2015a), a la co-evolución entre el lenguaje humano y el uso de herramientas (Barney *et al.*, 2012), a la evolución del sistema nervioso (Iwaniuk y Whishaw, 2000; Manzano *et al.*, 2017), a la sensorialidad (Rotella, 2016), al bipedalismo (Preuschoft, 2004), a la robótica y biomimesis (Bicchi y Kumar, 2000; Feix *et al.*, 2015b) y al cuidado parental (Peckre *et al.*, 2016), entre otras.

Definiciones de Prensilidad

Con el fin de encontrar una definición de prensilidad, que permita establecer el marco bajo el cual desarrollar el estudio de la prensilidad propia de Squamata, se llevó a cabo una revisión bibliográfica de artículos publicados en revistas científicas que se enfocan en el estudio de esta función. Se analizó una muestra de estas publicaciones reportándose 15 trabajos con definiciones de prensilidad. Adicionalmente se reportan 11 trabajos que adhieren a alguna de estas definiciones del término. Aquellos trabajos que, a pesar de estar relacionados a la temática, no definen prensilidad ni adhieren a alguna definición previa se desestimaron. Las definiciones encontradas abarcan un rango temporal de casi 100 años (entre 1919 y 2016). Los trabajos provinieron de cinco áreas disciplinares distinguibles (antropología física, morfología y función en vertebrados, morfología y función en primates, neurobiología de vertebrados y robótica). Las definiciones se sistematizaron y categorizaron según el criterio de “alcance de la definición” denotando su grado de generalización para ser aplicado a diversos casos de estudio. Bajo este criterio se usaron las categorías “específico” y “general”. Se evaluó también la **semántica** de cada una de las definiciones. En este sentido se evaluó si, en la definición, la prensilidad es considerada una función *per se*, una facultad, una serie de movimientos, una configuración estática de las partes de un dispositivo, o bien si está definida por sitios de contacto en un objeto agarrado. Adicionalmente se identificaron los principales conceptos utilizados en cada definición y se identificaron conceptos reiterados entre distintas definiciones. Las definiciones

consideradas junto a sus categorías asignadas para los diversos criterios fueron volcadas en la Tabla 2.1.

Las definiciones de prensilidad son muy variables en la literatura. Según el criterio “alcance de la definición”, sobre un total de 15 definiciones analizadas, 12 fueron categorizadas como específicas. La especificidad en algunos casos está restringida al dispositivo, como en la propuesta de Schlesinger (1919) que se restringe a manos y excluye a otras estructuras prensiles como, por ejemplo, una pinza o una trompa. La especificidad en otros casos se restringe a un grupo taxonómico, como la definición propuesta por Napier (1956) en la que, además de referirse a la prensilidad propia de una mano, es aún más restrictiva por referirse a una mano que presenta un pulgar oponible. Así, es restrictiva en términos taxonómicos a aquellos clados que presentan un pulgar oponible. Dependiendo principalmente del área disciplinar de procedencia, la definición de prensilidad tiene distintas acepciones, por lo que se trata de un término **polisémico**. En general la semántica de estas definiciones refiere a una configuración determinada de las partes de la mano (Kamakura *et al.*, 1980; Gray *et al.*, 1997; Cartmill, 1985). Algunos autores, además del concepto de configuración estática de la mano, introducen el concepto de acción y/o movimiento en la definición de prensilidad (Napier, 1956; Landsmeer, 1962). En la propuesta de Bicchi y Kumar (2000) se alude a la prensilidad como “sitios sobre la superficie del objeto agarrado”. Descripciones de secuencias de movimientos y/o posturas estáticas pueden sugerir conceptualmente lo que implica una función, sin embargo no representan una definición *per se*. Es probable que la polisemia del término devenga en parte de la confusión entre los conceptos de función, de facultad y de rol biológico que están muy difundidos en biología (Lauder, 1996; Vizcaíno, *et al.*, 2016, ver introducción). Todas las definiciones incluidas en la tabla son dispositivo-centradas, es decir, tienen en cuenta la condición del dispositivo prensil al definir la función prensilidad. Sin embargo, la propuesta de Bicchi y Kumar (2000) representa una excepción al ser objeto-centrada y referirse a sitios donde los dedos se ubican al agarrar el objeto.

Respecto al área disciplinar de procedencia, de las quince definiciones registradas, cinco provienen de la antropología física, cuatro de la robótica, cuatro de la morfología y función en vertebrados, una de la morfología y función de primates y una de la neurobiología de vertebrados. Entre los términos que se mencionan en dos o más del conjunto de definiciones se encuentran: *Fuerza*, *Fricción*, *Dedos*, *Oposición* y *Estabilidad*.

Una definición es una proposición mediante la cual se expone, de manera unívoca y precisa, la comprensión de un término dado, de modo tal que queden reflejadas las cualidades esenciales de éste.

Así, una buena definición de una entidad debe ser capaz de establecer una delimitación conceptual respecto a la misma. Entre las definiciones analizadas en la Tabla 2.1., este requisito se ve mayormente incumplido. En general estos trabajos no proponen definiciones de prensilidad, sino que abordan casos especiales de tal función para un dispositivo dado. Si se adhiere a la idea de que la prensilidad puede ser ejercida por diversos dispositivos (Hildebrand, 1985), entonces su definición debe ser lo suficientemente general como para explicar la función en cualquiera de ellos. Adicionalmente, la definición debe referirse al término en tanto una función, es decir, su significado debe indicar explícitamente que el término se refiere a una función, entendida ésta como rol mecánico del dispositivo prensil (Bock, 1977; Ricklefs y Miles, 1994). Estos dos aspectos se consideraron los requisitos a cumplir para lograr una delimitación conceptual del término prensilidad.

Entre las definiciones de la Tabla 2.1, la propuesta de Fearing (1983) presenta una explicación general, univoca y precisa aunque no define prensilidad sino el estado de un sistema conformado por un dispositivo prensil y un objeto que es agarrado, en una condición de equilibrio mecánico.

Tabla 2.1

Definición o Descripción (1)	Autor (2)	Adhieren (3)	Alcance (4)	Semántica (5)	Disciplina (6)	Conceptos incluidos (7)
Prensilidad Cilíndrica: “La habilidad de la mano de actuar como un anillo”.	Schlesinger (1919).	Iberall <i>et al.</i> (1986); Iberall (1997).	Específica.	Configuración estática.	Antropología física.	Anillo.
“Movimientos prensiles: movimientos en los que un objeto es agarrado y sostenido parcial o totalmente dentro del ámbito de la mano. (...). Se distinguen dos tipos básicos. 1) Agarre de precisión: el	Napier (1956).	Landsmeer (1962); Sargis (2001); Manzano <i>et al.</i> (2008); Pouydebat <i>et al.</i> (2008); Crast <i>et al.</i> (2009); Fontanarrosa	Específica.	Configuración estática y acción.	Antropología física.	Abducción. Adducción. Oposición. Pulgar. Pinza.

<p>pulgar es abducido en las articulaciones metacarpo-falangeales y carpo-metacarpales. 2) El Agarre de potencia ambas articulaciones son adducidas(..). El agarre de potencia, los dedos combinados forman una “mandíbula” de una pinza y la palma de la mano representa la “mandíbula” opuesta”.</p>		<p>y Abdala (2014); Kümmell y Frey (2014); Peckre, <i>et al.</i> (2016); Liu <i>et al.</i> (2016).</p>				
<p>“El hecho central en la Manipulación de precisión radica en que</p>	<p>Landsmeer (1962).</p>		<p>Específica.</p>	<p>Serie de movimientos.</p>	<p>Antropología física.</p>	<p>Dinamismo. Precisión Independencia de</p>

el objeto puede ser manipulado con los dedos”. Las articulaciones metacarpo-falangeales e interfalangeales pueden moverse independientemente”.						movimientos.
“ Prensilidad es definida como el estado de la mano en el que un objeto es sostenido sin cambiar el contacto con él”	Kamakura <i>et al.</i> (1980).		Específica.	Estado de la mano: Configuración estática.	Antropología física.	Contacto. Objeto.
“ Agarre estable: el objeto agarrado está en equilibrio si todas	Fearing (1983).		General.		Antropología física.	Equilibrio. Estabilidad. Fuerzas.

las fuerzas que actúan sobre él, se ejercen dentro de un ángulo relativo a la superficie normal del objeto (relacionado al coeficiente de fricción) y si el movimiento del objeto puede impedirse al incrementar las fuerzas de prensión sin mover los dedos. Las condiciones de equilibrio en cualquier agarre estático implican que todas las fuerzas y momentos sumen cero”						Ángulo. Fricción. Momento.
--	--	--	--	--	--	----------------------------------

<p>Sigue a Schlesinger (1919) y a Napier (1956) pero introduce los Conceptos de: Dedo Virtual: un grupo de dedos, que incluso pueden incluir la palma de la mano que actúan de manera conjunta como una unidad funcional.</p> <p>Espacio de Oposición: “Para una tarea manual dada, es el área dentro de las coordenadas de la mano donde las fuerzas de oposición</p>	<p>Iberall <i>et al.</i> (1986).</p>			<p>Configuración estática y acción.</p>	<p>Robótica</p>	<p>Coordenadas de la mano</p> <p>Oposición</p> <p>Dedo Virtual</p>
--	--------------------------------------	--	--	---	-----------------	--

de los dedos virtuales pueden ejercer entre los dedos virtuales al efectuar un agarre estable”.						
“Pies prensiles , en los que algunos de los dedos son ampliamente divergentes respecto de los otros y son usados en oposición de los mismos cuando agarran ramas”.	Cartmill (1985).		Específica.	Configuración estática y acción.	Morfología y función en vertebrados.	Oposición. Divergencia de dedos.
“La prensilidad es definida como la aplicación de fuerzas funcionalmente	Iberall y MacKenzie (1990).	Iberall (1997); Sustaita <i>et al.</i> (2013);	General.	Aplicación de fuerzas. Acción.	Robótica.	Aplicación de fuerzas.

efectivas por parte de una apéndice a un objeto para lograr una tarea”		MacKenzie e Iberall (1994).				
En la prensilidad las palmas de las manos se enfrentan a la línea media o al sustrato cuando los dedos se envuelven alrededor de la presa.	Gray <i>et al.</i> (1997).		Específica.	Configuración de la mano.	Morfología y función en vertebrados.	Palma. Línea media. Enfrentamiento. Dedos. Presa.
“ Agarre: los dedos se encuentran cerrados rodeando un objeto, tirando el objeto hacia la palma de la mano.	Adams-Curtis <i>et al.</i> (2000).		Específica.	Configuración estática y acción.	Morfología y función en primates	
Se considera un agarre como el	Bicchi y Kumar		Específica.	Sitios sobre la superficie del	Robótica.	Fuerza. Fricción.

conjunto de sitios (puntos/regiones en la superficie del objeto en los que los dedos de la mano tienen que ubicarse para agarrar un objeto. La estabilidad del agarre tiene que ser evaluado en términos de la fuerza y la forma de las condiciones de cierre, que asegura la estabilidad asumiendo puntos de contacto con fricción.”	(2000).			objeto agarrado.		Sitios de contacto. Se trata de un abordaje Objeto-centrado: es decir el problema es formulado según el objeto a ser manipulado, cómo éste se debe comportar y qué fuerzas deben ejercerse sobre este.
Movimientos	Iwaniuk y	Fontanarrosa	Específica	Movimientos.	Neurobiología	

expertos/sofisticados del miembro anterior² “La habilidad de agarrar objetos, sostenerlos en una mano y manipularlo con los dedos”.	Whishaw (2000).	y Abdala (2014).		Facultad.	de vertebrados.	
“Prensilidad es la eficiencia de los movimientos convergentes de los extremos de los dedos”.	Kümmell y Frey (2014).		Específica.		Morfología y función en vertebrados.	
“Un agarre es cada postura de la mano con la que un objeto puede ser sostenido de manera segura	Feix <i>et al.</i> (2015b).		Específica.	Postura: Configuración estática.	Robótica.	

con una mano, independientemente de la orientación de la mano”						
“La prensilidad es definida como un rol mecánico de un apéndice (una mano, una cola, un pie) que ejercen fuerzas normales a la superficie del soporte donde el organismo está situado o del objeto que es sostenido.”	Fontanarrosa y Abdala (2016).		General.		Morfología y función en vertebrados.	

Tabla 2.1 Esta tabla muestra definiciones de prensilidad encontradas en la literatura. Se incluye 1) Definición. Eventualmente la definición no fue explícita en algunos trabajos pero aún así se incluyeron descripciones e ideas asociadas (por ejemplo Cartmill, 1985 o Gray *et al.*, 1997). Adicionalmente se incluyen las definiciones de agarre por revelar el concepto subyacente de prensilidad; 2) Autor y fecha de la definición, 3) Autores que citan y adhieren a tal definición; 4) Alcance de la definición: se categorizó si se trata de una

definición de alcance general o si sólo es aplicable al caso de estudio correspondiente al artículo (general o específica respectivamente); 5) Se extrajo la semántica de la definición; 6) Disciplina de procedencia de la definición y 7) Se extrajeron conceptos incluidos en la definición. Se incluyeron 15 definiciones y/o descripciones que provienen de un rango temporal de 100 años.

A continuación se propone una definición de prensilidad que pretende cumplir con los requisitos planteados más arriba.

La **prensilidad** (Fig. 2.2) es el rol mecánico de un sistema en el que dos o más piezas o partes de él, ejercen fuerzas perpendiculares al objeto que es agarrado. Las fuerzas (o sus componentes **vectoriales**) se oponen en sentido y presentan módulos tales que se anulan entre sí de manera que no se produce desplazamiento o rotación (**torque**) del objeto ni de la estructura prensil, generándose una situación mecánica **estática**.

En muchos dispositivos, además del mecanismo de prensilidad, participan otros mecanismos para fijar el sistema a una estructura o viceversa, como ocurre con las almohadillas adhesivas de varios clados de lagartijas basadas en la adhesión en seco (Cartmill, 1985), mecanismos que no deben confundirse con la prensilidad.

Las partes de la mano que se enfrentan con otras en la ejecución de la prensilidad pueden constituirse por sub-unidades anatómicas (típicamente dedos) que actúan de manera conjunta como una unidad funcional. A estas unidades funcionales se las denomina **dedos virtuales** (Iberall *et al.*, 1986).

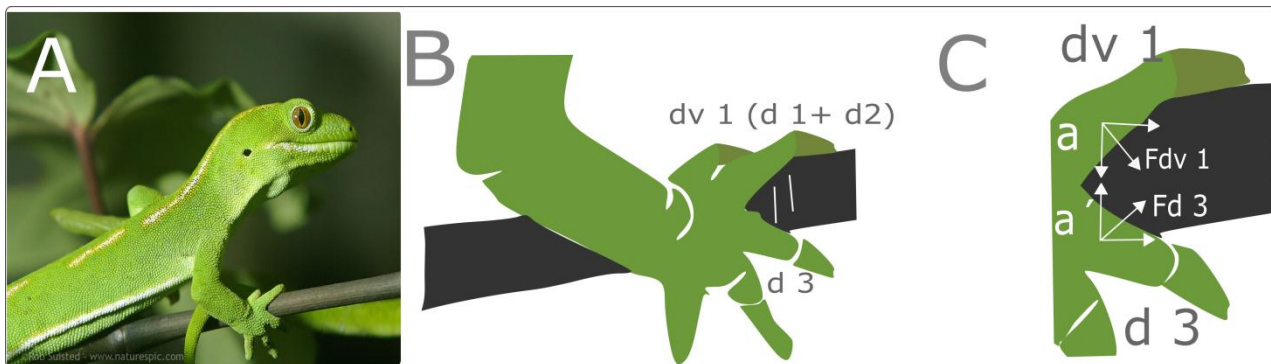


Fig. 2.2: Prensilidad manual en lagartijas. **A.** Figura de un gecko (*Naultinus* sp. agarrándose de una rama. **B.** Imagen ampliada de A en la que se indican el dedo virtual uno (dedo uno y dedo dos) que se opone al dedo 3. Las flechas indican los vectores de las fueras que los dedos virtuales ejercen. **C.** Porción ampliada de los dedos dos y tres de *Naultinus* sp. Se observan los vectores de las fuerzas ejercidas por la mano de la lagartija sobre la rama a la que se sujeta. Al descomponer los vectores en cada una de las fuerzas ejercidas por las partes que se oponen se obtienen dos componentes que presentan un ángulo de 90° entre sí. Una de las componentes (a) de la fuerza ejercida por el dedo virtual uno, tiene igual dirección pero sentido opuesto

a una de las componentes (a^{\wedge}) de la fuerza ejercida por el dedo tres. Ambas fuerzas se anulan entre sí generando una fuerza resultante de modulo 0. Las componentes de las fuerzas ejercidas por ambos dedos y paralelas al eje de la rama son compensadas por la fuerza de **resistencia al avance o fricción (F)**. Notar que los dedos uno y dos forman un dedo virtual y se oponen al dedo tres. El objeto agarrado se posiciona en la segunda hendidura digital de la mano. **dv1**: dedo virtual uno; **d3**: dedo tres; **Fdv1**: vector representando la fuerza ejercida por el dedo virtual uno; **Fd3**: vector representando la fuerza ejercida por el dedo tres.

En esta tesis la prensilidad es considerada una función la que, a su vez, es considerada un rol mecánico (Lauder, 1996). Así, una definición de prensilidad debe especificar que el término se refiere a un rol mecánico. Con el fin tener un punto de partida que permita futuras discusiones, la prensilidad se definió en este trabajo respetando las pautas básicas de generalidad y especificando un significado referido a su identidad de función.

Taxonomía de la prensilidad manual

Las manos humanas, dispositivos prensiles por excelencia, son estructuras muy versátiles que pueden alcanzar la prensilidad de distintos modos, denominados **prensiones**. Estas variantes pueden ser clasificadas en una **taxonomía de la prensilidad** manual, es decir, mediante un método organizado (Cutkosky y Howe, 1990). Las distintas prensiones se incluyen en un *continuum* de posturas que son capaces de tomar las manos. La taxonomía de la prensilidad sistematizada para humanos resulta una herramienta muy útil para guiar la indagación sobre la variabilidad de prensiones en otros grupos de vertebrados. Las prensiones en humanos exhiben ciertos aspectos que pueden encontrar equivalentes en otros grupos taxonómicos. Sin embargo, implican algunas posibilidades de movimientos y configuraciones estáticas que son exclusivas de la mano humana.

Feix *et al.* (2015) realizaron un exhaustivo trabajo de revisión de publicaciones científicas sobre taxonomías de tipos de prensilidad en humanos. Sistematizaron esta variación funcional reportada en la literatura y obtuvieron una taxonomía unificada que identifica entre 17 y 33 maneras en que los humanos agarramos objetos. Los criterios de clasificación fueron:

1) Potencia vs. Precisión o una combinación de ambos: Las prensiones se clasifican según la predominancia de la aplicación de fuerza vs. la aplicación de la precisión. Este criterio se basa en la clasificación clásica de prensiones planteada por Napier (1956) en prensión de potencia y prensión de

precisión. Feix *et al.* (2015), proponen adicionalmente un estado intermedio entre ambos. Según esto, la prensión de potencia implicaría la aplicación de fuerzas ejercida por un área extensa de la superficie de la mano, de manera que se establece una relación rígida entre ésta y el objeto. La prensilidad de precisión implica la aplicación de fuerzas por los extremos de los dedos (Landsmeer, 1962). Este tipo de prensilidad resulta menos efectivo para sujetar con fuerza los objetos pero en cambio resulta efectivo para manipular más ágilmente objetos pequeños. La prensilidad intermedia reúne características de la prensilidad de potencia (la intervención de superficies de contacto extensas) y de la prensilidad de precisión (la utilización de la porción distal de los dedos).

2) **Espacio de Oposición y oponibilidad:** Según como se definió prensilidad es importante considerar la oposición de partes del dispositivo prensil. En este sentido, el espacio de oposición es el área, dentro de las coordenadas de la mano (Fig. 2.2), en la cual las fuerzas de oposición pueden ser ejercidas al efectuar una prensión (Iberall *et al.*, 1986). Iberall (1997), describen la prensilidad humana en función de una serie de oposiciones de partes, que son las configuraciones básicas de una mano que ejerce fuerzas sobre superficies opuestas del objeto agarrado.

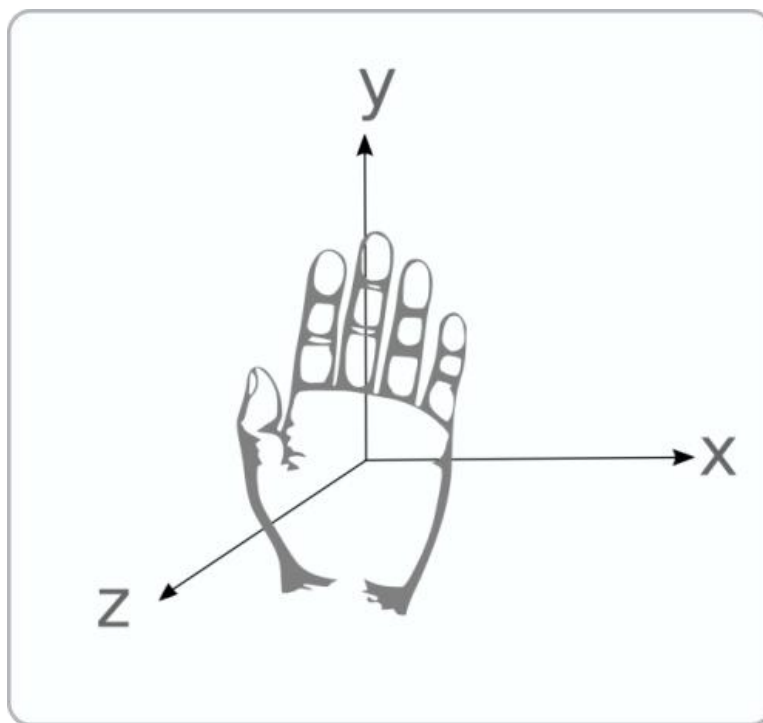


Fig. 2.3: Coordenadas de la mano. La figura muestra la dimensionalidad de una mano humana en vista palmar. A esta mano se le aplicó un sistema de coordenadas x, y, z.

Si se aplica a la mano un sistema de coordenadas espaciales, se distinguen tres dimensiones básicas en las que la ésta puede aplicar fuerzas sobre un objeto para sostenerlo con seguridad, las cuales difieren según la dirección de la fuerza que es aplicada entre la mano y el objeto. Según Mackenzie e Iberall (1994) estas son:

Oposición de pads/yemas (Fig. 2.4. A): Las partes que se oponen entre sí son superficies de la mano a lo largo de direcciones generalmente paralelas a la palma. Esto usualmente ocurre entre la superficie palmar de los dedos y el pulgar. Como ejemplo puede incluirse sostener una aguja o un objeto pequeño. Se trata del eje Y de la Figura 2.3.

Oposición palmar (Fig. 2.4. B): Las partes que se oponen entre sí son superficies de la mano a lo largo de una dirección generalmente perpendicular a la palma trata del eje Z de la Figura 2.3.

Oposición lateral (Fig. 2.4. C): Las partes que se oponen entre sí son superficies en una dirección transversa a la mano. Sostener una llave entre la superficie palmar del pulgar y los lados radiales de los dedos, o sostener un cigarrillo entre los lados de los dedos. Este modo involucra al eje X de la Fig. 2.3.

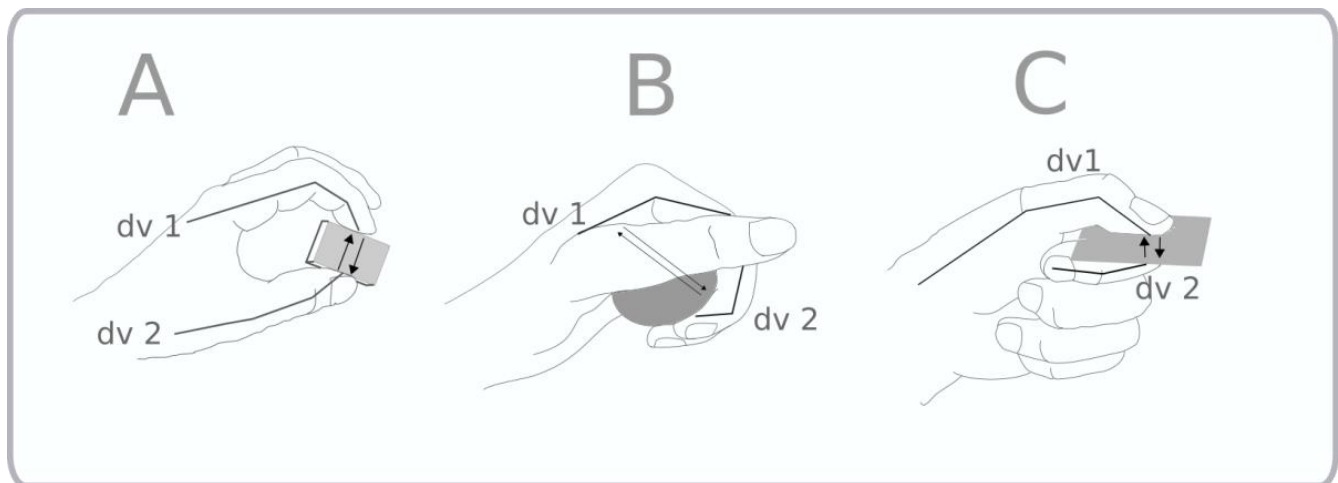


Fig. 2.3. Oponibilidad en la mano. En cada caso se indican pares de estructuras que se oponen entre sí al ejercer distintas prensiones. Cada una de las partes en oposición se configuran en lo que se denomina dedo virtual. **A.** Oposición de las yemas de los dedos. **B.** Oposición de la palma. **C.** Oposición lateral. **dv 1** y **dv 2**: dedos virtuales uno y dos.

3) **Dedos virtuales**: Según cómo se constituyen los dedos virtuales que se oponen, se reconocen distintos tipos de agarre (Fig. 2.4) (Iberall *et al.*, 1986³).

Es posible establecer equivalencias entre las prensiones en humanos y prensiones en los Squamata, sistematizadas en una taxonomía unificada propuesta por Feix *et al.* (2015). Sin embargo, una diferencia relevante es que en las manos humanas el dedo 1 está muy especializado, siendo particularmente divergente respecto a los demás dedos y además notablemente más corto que los otros dígitos (Almécija *et al.*, 2015), lo que diferencia claramente en regiones preaxial y postaxial. En este caso, no solo el pulgar (dedo I) protagoniza una serie de movimientos de prensión, sino que también lo hace la **hendidura interdigital** entre el pulgar y el índice (dedos I y II). En lagartijas esta dominancia del dedo I no es tan marcada. Aún así es posible usar los criterios establecidos por Feix *et al.* (2015b) para clasificar las prensiones presentes en estos animales.

Taxonomía de la prensilidad en lagartijas (Tabla 2.2).

Las prensiones encontradas en Squamata se clasificaron según la propuesta de Feix *et al.* (2015). A diferencia de estos autores, quienes abordan la variación de usos de prensiones en los individuos, en esta tesis se incluyen de manera conjunta las prensiones ejercidas por representantes de diferentes linajes.

En lagartijas se observan ocho tipos de prensiones. Teniendo en cuenta el criterio de prensión de potencia, prensión intermedia o prensión de precisión, se observan casos correspondientes a las categorías prensión de potencia y prensión intermedia; no se reportan casos de prensión de precisión. Teniendo en cuenta la oposición de partes se reportan los siguientes pares de oposición: palma vs. dedos II a V; palma vs. dedos I a V; dedos I a II vs. dedos III a V; dedos I a III vs. dedos IV a V; dedos I a IV vs. V y dedos I, IV y V vs. dedos II y III. Estos pares de oposición se corresponden con el uso de una u otra hendidura interdigital en la que queda alojado el objeto agarrado. Todas las hendiduras interdigitales de la mano pentadáctila de lagartijas participan alojando al objeto agarrado en algún tipo de prensión. Adicionalmente el objeto agarrado puede no alojarse en ninguna de las cuatro hendiduras de la mano, sino en el ámbito de la palma.

A continuación se describen cada uno de los tipos de prensión reportados para Squamata. La numeración de los tipos de prensión se encuentra en la fila “tipo” de la Tabla 2.2.

3 Feix *et al.*, 2015, incluyen adicionalmente un criterio de posición del dedo pulgar que fue excluido de este análisis ya que las lagartijas no poseen un dedo particularmente divergente como lo es el pulgar en humanos.

Prensión de Tipo 1 (Fig. 2.5.A). Este tipo de prensión implica la aplicación de fuerzas ejercidas por un área extensa de la superficie de la mano (prensión de potencia). El área extensa en contacto con el objeto corresponde a la palma y a las superficies ventrales de los dedos I a V. La oponibilidad ocurre precisamente entre la palma y el conjunto de los dedos I a V. Este tipo de prensión se ha reportado para la sujeción del animal respecto al sustrato de ramas finas, como se visualiza por ejemplo en la foto de *Plica umbra* de la Figura 2.5.A y en la Tabla 2.2.

Prensión de Tipo 2 (Fig. 2.5.B). Este tipo de prensión implica la aplicación de fuerzas ejercidas por un área extensa de la superficie de la mano (prensión de potencia). El área extensa en contacto con el objeto corresponde a la palma y a las superficies ventrales de los dedos II a V. La oponibilidad ocurre precisamente entre la palma y el conjunto de los dedos II a V. El objeto agarrado se aloja en el ámbito de la primera hendidura interdigital. Este tipo de prensión se ha reportado para la sujeción del animal respecto al sustrato de ramas finas como ocurre por ejemplo en *Anolis humilis* de la Figura 2.5.B y la Tabla 2.2.

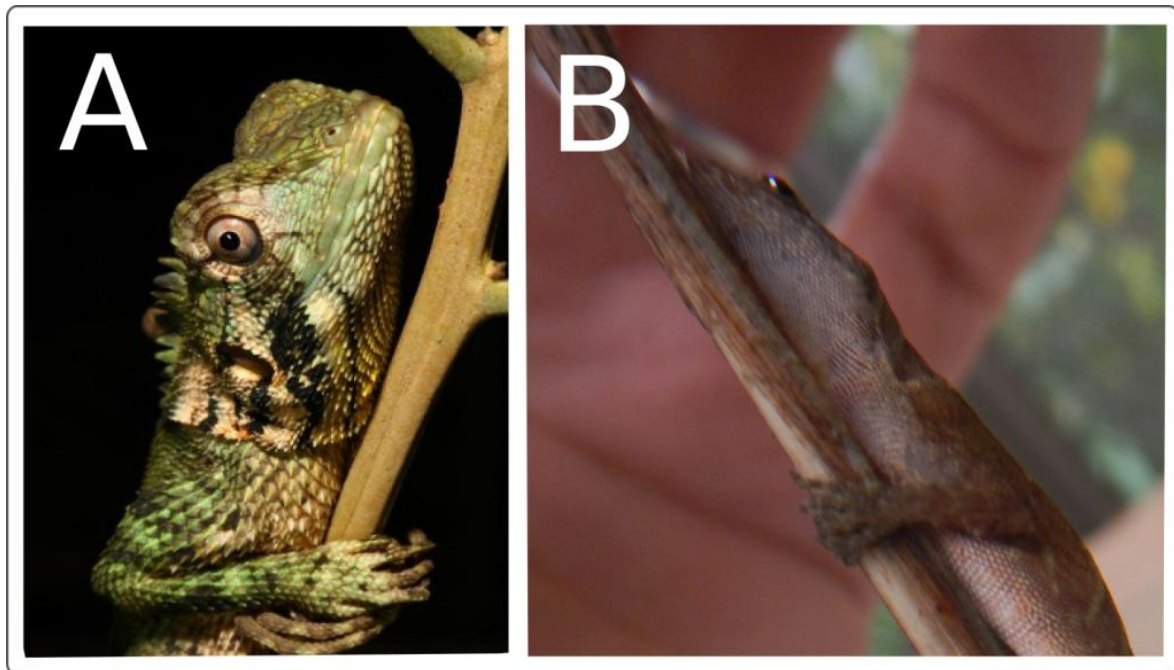


Fig. 2.5: Prensiones de potencia que involucran la palma. **A:** *Plica umbra* ejerciendo prensión de tipo 1 con su mano derecha. **B:** *Anolis humilis* ejerciendo prensión de tipo 2 con su mano izquierda.

Prensión de Tipo 3 (Fig. 2.6.A). Este tipo de prensión implica la aplicación de fuerzas ejercidas por un área extensa de la superficie de la mano, prensión de potencia, en la que el área en contacto con

el objeto corresponde a las superficies ventrales de los dedos. La oponibilidad ocurre entre los dedos I y II vs. III a V. Los dedos I y II por un lado y los dedos III, IV y V por el otro forman dedos virtuales. El objeto agarrado se aloja en el ámbito de la segunda hendidura interdigital. Este tipo de prensión se ha reportado para la sujeción del animal respecto al sustrato de ramas finas como ocurre por ejemplo en *Laemantus longipes* de la Figura 2.6.A y la Tabla 2.2.

Prensión de Tipo 4 (Fig. 2.6.B). Este tipo de prensión implica la aplicación de fuerzas ejercidas por un área extensa de la superficie de la mano, prensión de potencia, en la que el área en contacto con el objeto corresponde a las superficies ventrales de los dedos. La oponibilidad ocurre entre los dedos I a III vs. los dedos IV y V. Los dedos I, II y III por un lado y los dedos IV y V por el otro forman dedos virtuales. El objeto agarrado se aloja en el ámbito de la tercera hendidura interdigital. Este tipo de prensión se ha reportado para la sujeción del animal respecto al sustrato de ramas finas como ocurre por ejemplo en *Polychrus acutirostris* de la Tabla 2.2 y Figura 2.6.B.

Prensión de Tipo 5 (Fig. 2.6.C). Este tipo de prensión implica la aplicación de fuerzas ejercidas por un área extensa de la superficie de la mano, es decir, prensión de potencia, en la que el área en contacto con el objeto corresponde a las superficies ventrales de los dedos. La oponibilidad ocurre entre los dedos I y IV vs. el dedo V. Los dedos I a IV forman un dedo virtual. El objeto agarrado se aloja en el ámbito de la tercera hendidura interdigital. Este tipo de prensión se ha reportado para la sujeción del animal respecto al sustrato de ramas finas como ocurre por ejemplo en *Polychrus marmoratus* de la Tabla 2.2 y Figura 2.6.C.

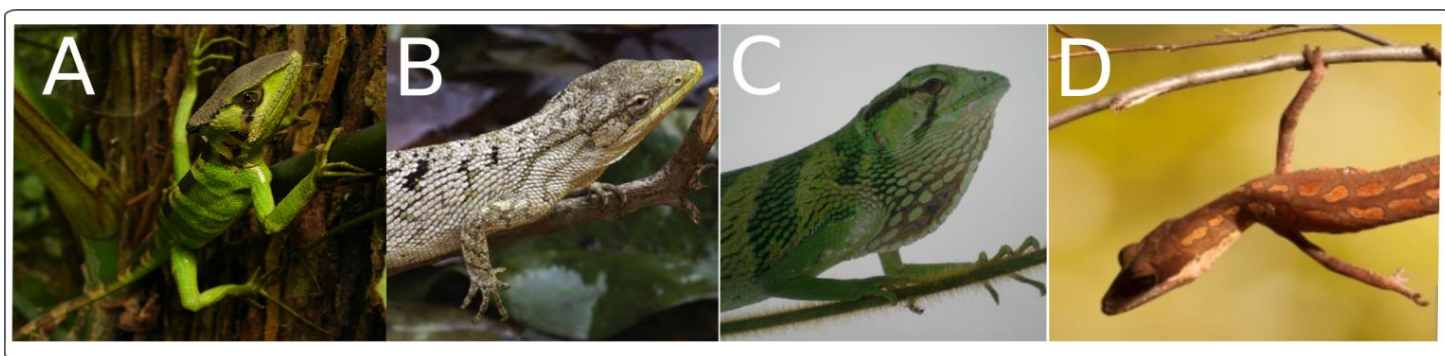


Fig. 2.6: Prensiones de potencia que involucran solo a los dígitos. **A:** *Laemantus longipes* ejerciendo la prensión de tipo 3 con su mano derecha (Fotografía cortesía del Dr. Silviu Petrovan). **B:** *Polychrus acutirostris* ejerciendo prensión de tipo 4 con su mano izquierda (Fotografía tomada de Vitt y Caldwell, 2014). **C:** *Polychrus marmoratus* ejerciendo la prensión de tipo 5 con su mano derecha (Fotografía

cortesía del Dr. Anthony Herrel). **D.** *Aleuroscalabotes felinus* ejerciendo prensión de tipo 6 con su mano derecha (Fotografía Joe McDonald).

Prensión de Tipo 6 (Fig. 2.6.D). Este tipo de prensión implica la aplicación de fuerzas ejercidas por un área extensa de la superficie de la mano, prensión de potencia, en la que el área en contacto con el objeto corresponde a las superficies ventrales de los dedos y parte de la palma. La oponibilidad ocurre entre los dedos I, IV y V vs. los dedos II y III. Los dedos II y III forman un dedo virtual. El objeto agarrado se aloja en el ámbito de las primera y tercera hendiduras interdigitales. Este tipo de prensión se ha reportado para la sujeción del animal respecto al sustrato de ramas finas como ocurre en *Aleuroscalabotes felinus* de la Tabla 2.2 y Figura 2.6.D.

Prensión de Tipo 7 (Fig. 2.7.A). Este tipo de prensión implica la participación exclusiva de los dedos en la ejecución de la prensilidad. No hay intervención alguna de la palma. Se categoriza como prensión intermedia ya que implica la intervención de superficies de contacto extensas de las facetas laterales de los dedos. La oponibilidad ocurre entre el dedo II vs. el dedo III (dedos consecutivos). No se registra la formación de dedos virtuales en esta prensión. El objeto agarrado se aloja en el ámbito de la segunda hendidura interdigital. Este tipo de prensión se ha reportado para la sujeción de un objeto respecto al animal como se observa en *Varanus beccarii* la Tabla 2.2 y Figura 2.7.A.

Prensión de Tipo 8 (Fig. 2.7.B). Este tipo de prensión implica la participación exclusiva de los dedos en la ejecución de la prensilidad. No hay intervención alguna de la palma. Se categoriza como prensión intermedia ya que implica la intervención de superficies de contacto extensas de las facetas laterales de los dedos. La oponibilidad ocurre entre el dedo III vs. el dedo IV (dedos consecutivos). No se registra la formación de dedos virtuales en esta prensión. El objeto agarrado se aloja en el ámbito de la tercera hendidura interdigital. Este tipo de prensión se ha reportado para la sujeción de un objeto respecto al animal como se observa en *Varanus beccarii* la Tabla 2.2 y Figura 2.7.B.

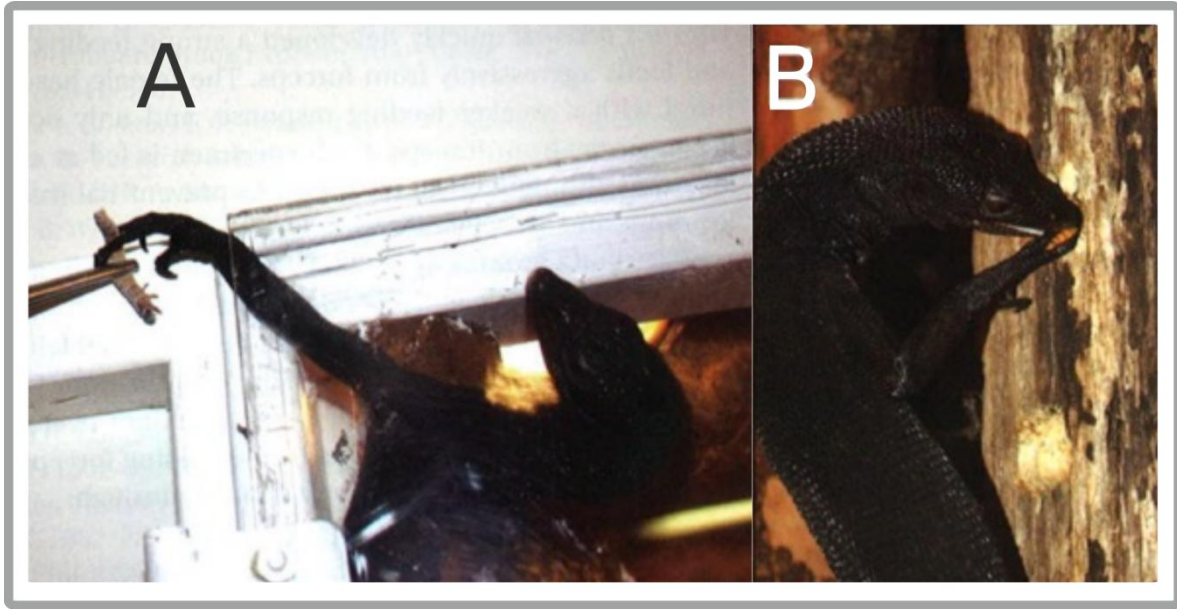


Fig. 2.7: Prensiones intermedias que involucran las facetas laterales de los dedos. A. *Varanus beccarii* ejerciendo la presión de tipo 7 (Fotografía tomada de Mendyk y Horn, 2011). B. Presión de tipo 7. *Varanus beccarii* ejerciendo la presión de tipo 8 (Fotografía tomada de Mendyk y Horn, 2011).

Potencia vs. Precisión	De potencia						Intermedia	
Op.	Palma		Superficies de los dedos con intervención de la palma				Lateral	
	Palma vs. 1-5	Palma vs. 2-5	1-2 vs. 3-5	1-3 vs. 4-5	1-4 vs. 5	1, 3 y 5 vs. 2-3	2-3	3-4
DV.	Palma y 1-5	Palma y 2-5	1-2 y 3-5	1-3 y 4-5	1-4	2 y 3	--	--
Hendidura interdigital	---	1°	2°	3°	4°	2° y 4°	2°	3°
Ejemplo (Figura)	2.5.A	2.5.B	2.6.A	2.6.B	2.6.C	2.6.D	2.7.A	2.7.B
Tipo	1	2	3	4	5	6	7	8

Tabla 2.2 La tabla muestra una taxonomía de la prensilidad en Squamata. Esta se basa en 3 de los criterios adoptados por Feix *et al.* (2015b) en la taxonomía de la prensilidad en humanos. Los criterios son: 1) Potencia/Precisión referido al ejercicio predominante de la fuerza vs. la precisión; 2) Op.: referido a las partes de la mano que se oponen entre sí para agarrar; 3) DV: Dedos virtuales, referido a la actuación conjunta de dos o más dedos durante la ejecución de la prensilidad. Se identificó adicionalmente la hendidura interdigital involucrada en alojar al objeto agarrado. Se reportan 7 tipos de prensiones en Squamata. Para cada uno de estos casos se hace referencia a una figura ejemplificadora.

Los ocho tipos de prensiones en lagartijas se encuentran parcialmente solapados con la variación de prensiones presente de humanos, con algunos tipos exclusivos de humanos y otros exclusivos de lagartijas.

La diferenciación entre prensión de potencia, prensión intermedia y prensión de precisión, originalmente propuesta por Napier (1956) para clasificar prensiones en humanos, ha influenciado fuertemente a muchos autores (Landsmeer, 1962; Crast *et al.*, 2009; Sustaita *et al.*, 2103; Pouydebat *et al.*, 2014; Feix *et al.*, 2015b) y resulta de gran utilidad fuera de la especie humana, como se ha mostrado en la taxonomía de la prensilidad en Squamata. En las lagartijas la posibilidad de ejercer una prensión de potencia haciendo uso de la oposición lateral de dos dedos consecutivos cualesquiera está muy difundida (ver Tabla 2.2). Esto puede ser interpretado precisamente como consecuencia de la ausencia de un pulgar, que es un dedo uno particularmente divergente. Entonces, cualquiera de las hendiduras interdigitales de la mano de las lagartijas es potencialmente capaz de actuar alojando el objeto que se agarra. Esta cualidad de no predominancia entre las distintas hendiduras interdigitales en términos de su amplitud, posibilitaría la existencia de la prensión de tipo 6, con un uso simultaneo de la primera y tercera hendiduras interdigitales. La prensión de tipo 6 es un tipo de prensión que no ha sido reportado como una prensión típica de humanos en la taxonomía unificada de Feix *et al.* (2015b). Con una lógica similar, en la prensión de tipo 1 en lagartijas ninguna de las hendiduras se ve particularmente ampliada por la divergencia de los dedos que la limitan. Este tipo tampoco ha sido incluido en la revisión de prensiones en humanos propuesta por Feix *et al.* (2015b). Se hace evidente aquí la relevancia de las hendiduras interdigitales en la mano de Squamata en el contexto de la función prensilidad. Las hendiduras interdigitales han sido poco estudiadas y se mencionan escasamente en la literatura de la prensilidad. Sin embargo sí se las relaciona con el mecanismo de adhesión de ranas arborícolas (Cartmill, 1985).

El ángulo de divergencia entre dedos sucesivos hace que las hendiduras presenten superficies de contacto mayores o menores con los objetos agarrados. De manera que la prensilidad manual en lagartijas puede en parte explicarse por el ángulo en que divergen los dedos en torno al eje principal de la mano, como se verá en el capítulo 3. La disponibilidad de estas superficies potenciales de contacto, tiene particular relevancia en las prensiones de potencia según la definición de Napier (1956).

Las prensiones intermedias aquí presentadas se corresponden parcialmente a aquellas presentes en humanos. El lagarto monitor *Varanus beccarii* (Mendyk y Horn, 2011) muestra

una excepcional destreza en actividades de forrajeo y búsqueda activa de presas durante la cual este animal ejerce prensiones de tipo 7 y 8. La prensión de tipo 7 es un tipo de prensión relativamente común en humanos que coincide con la prensión ejercida típicamente al sujetar un cigarrillo entre los dedos índice y mayor (II y III) (Feix, *et al.*, 2015b). La prensión de tipo 8, si bien es bastante similar al implicar la sujeción de un objeto pequeño entre los dedos tercero y cuarto, no se incluyó en la taxonomía unificada de Feix *et al.* (2015b). Así, es posible notar una disminución en las destrezas de los dedos desde la región preaxial de la mano hacia la región post-axial tanto en Squamata como en humanos, tal vez más pronunciada en humanos. Esto también podría estar relacionado con la especialización pre-axial resultante de la existencia del dedo I modificado en primates (Almécija *et al.*, 2015).

El conocimiento de la variabilidad de prensiones ejercidas por distintos linajes tetrápodos, especialmente, la variabilidad no compartida con las prensiones en humanos podría ser de utilidad para la biomimesis de dispositivos prensiles que favorezcan tanto a sectores industriales como también a la traumatología y ortopedia (Bicchi y Kumar, 2000).

CAPÍTULO 3

Uso Diferencial de Prensiones en Lagartijas del Género *Norops*. Experiencia piloto en la Estación Biológica “La Selva” (Heredia, Costa Rica).

Resumen

En casi todas las prensiones descritas para Squamata intervienen las hendiduras interdigitales. No existen razones morfológicas claras en la osteología de la mano de Squamata que sugieran el uso de una u otra hendidura interdigital de manera preferencial a la hora de agarrar un objeto. La familia Dactyloidae es uno de los clados de lagartijas donde se ha desarrollado la prensilidad manual con la cual se sujetan a sustratos de ramas finas. Este clado ha representado un modelo organizmico ideal para estudios ecomorfológicos dada su gran diversificación. La gran radiación Dactyloidae se ha asociado a la presencia de lamelas adhesivas en los dedos que les permitieron acceso a los nichos arbóreos. Entre sus especies, el uso de hábitats varía con la habilidad de trepar. *Norops humilis* (predominantemente terrestre) y *Norops limifrons* (de hábitos arbóreos) son dos especies abundantes en la estación Biológica La Selva que fueron usadas como modelo y fueron evaluadas en sus selecciones de uno u otro tipo de prensión. Para este trabajo se consideraron cinco tipos de prensiones (1-5) que fueron las reportadas entre las especies estudiadas. Se obtuvieron las frecuencias de uso de los distintos agarres en cada especie y se calculó el inverso del índice de dominancia de Simpson como valor aproximado de la versatilidad de uso de prensiones. Respecto a las frecuencias absolutas, *N. humilis* usa predominantemente la prensión de tipo 1. En *N. limifrons* la prensión de tipo 3 es co-dominante con la prensión de tipo 1. Además en *N. limifrons* se observa que las prensiones 4 y 5 son usadas con mayor frecuencia que en *N. humilis*. La versatilidad promedio para *N. humilis* fue notablemente menor que la expresada por *N. limifrons*. Los resultados de este estudio permiten apoyar la hipótesis de que la versatilidad manual es una estrategia eficiente para afrontar la vida arbórea.

Introducción

En el capítulo anterior (Capítulo 2) se reportaron ocho tipos de prensiones encontrados en diversos linajes de Squamata. En prácticamente todos éstos (Tabla 2.2), la prensilidad implica que el objeto agarrado se sitúe en el ámbito de dos dedos consecutivos que se orientan de manera divergente entre sí. De esta manera, tanto la prensilidad de potencia como la prensilidad intermedia son posibles gracias a la existencia de las **hendiduras interdigitales** (Cartmill, 1985). En la mano pentadáctila típica de Squamata existen cuatro hendiduras en las cuales es posible que objeto agarrado se sitúe. En la mano humana la articulación carpo-metacarpal del rayo I está especializada permitiendo grandes movimientos del correspondiente dedo I. Esto hace que el espacio inter-óseo, entre el Mc I y Mc II y, en consecuencia, la primera hendidura interdigital, sean particularmente amplias (Neumann, 2010). A diferencia de la mano humana, en lagartijas no existe un equivalente al pulgar oponible (Capítulo 1) y los espacios inter-óseos entre los diversos metacarpales sucesivos son similares. De esta manera no parecen existir razones morfológicas claras en la osteología de la mano de Squamata que sugieran el uso de una u otra hendidura interdigital de manera preferencial a la hora de agarrar objetos. De hecho, la intervención de una u otra hendidura interdigital en las prensiones es altamente variable incluso a nivel intra-individual, es decir un mismo individuo puede ser capaz de ejercer diversos tipos de presión.

Russell (1975) describe los **autopodios** de las lagartijas pertenecientes al clado Gekkota, haciendo mención a la disposición de los dedos que emergen radialmente desde el carpo/tarso por lo que el autopodio exhibe un alto grado de simetría bilateral si se lo compara con los de otras lagartijas. El autor asocia la simetría y la divergencia a las estrategias de trepar asistidas por laminillas adhesivas. Las laminillas están presentes en todos los dedos y el patrón de la configuración espacial de los dedos facilita el despliegue de las superficies con setas - las laminillas - en un amplio arco. Así, los dedos tienen la posibilidad de disponerse en varias combinaciones de orientaciones, maximizando su potencial de adhesión y colaborando en el mantenimiento de la prensilidad en una variedad de orientaciones del cuerpo (Russell, 1986; Russell *et al.*, 1997; Fontanarroza y Abdala, 2016; Russell y Oetelaar, 2015; Simões *et al.*, 2016).

Los representantes de la familia Dactyloidae presentan convergencias con Gekkota en varios aspectos de su anatomía. Por un lado, los Dactyloidae también poseen una geometría de distribución de dedos particularmente divergentes en torno al eje principal de la mano (Fig. 1.9; Fig. 3.1). Es posible que grandes ángulos de divergencia habiliten el uso de las hendiduras interdigitales durante la prensilidad en torno a ramas finas. Adicionalmente, junto con Polychrotidae, Scincidae y Gekkota, la familia Dactyloidae es uno de los pocos linajes que ha desarrollado un sistema de laminillas adhesivas subdigitales (Irschick *et al.*, 1996) (3.1 A-B). Teniendo en cuenta aspectos funcionales, los miembros de Dactyloidae exhiben la capacidad de sujetarse al sustrato mediante la prensilidad manual (Tabla 4.1).

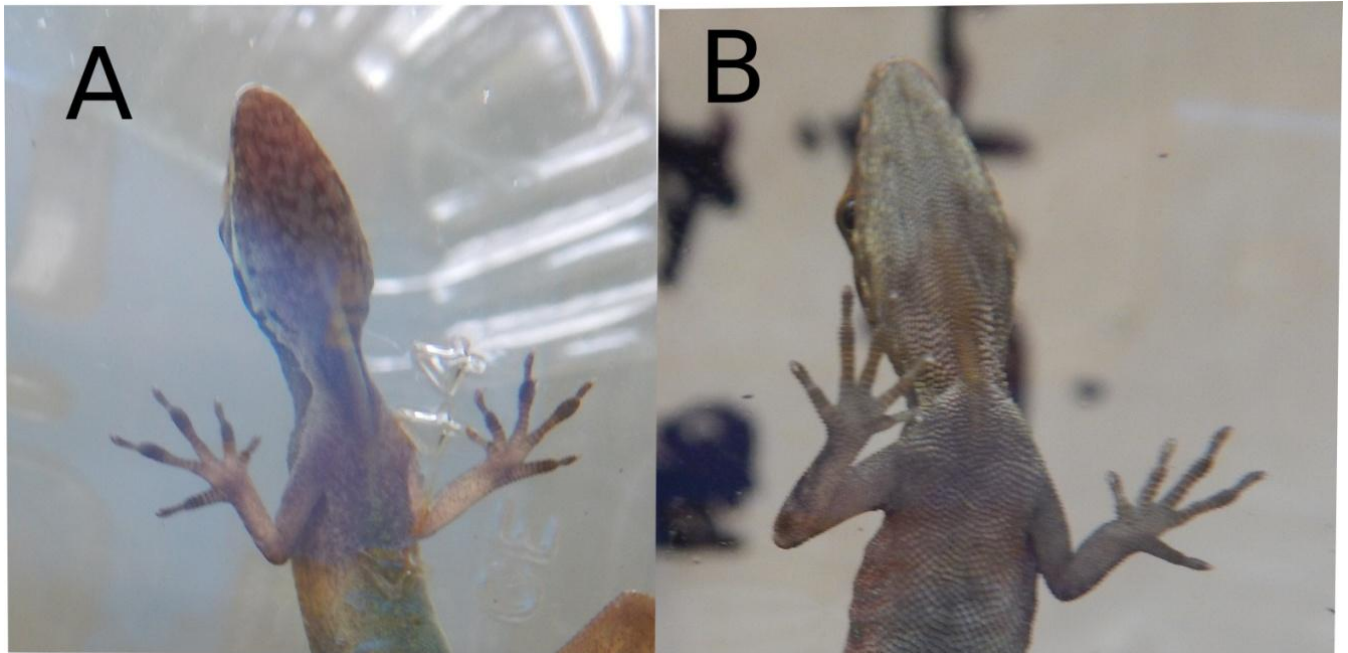


Fig. 3.1. Ángulo de divergencia de los dedos de la mano de *Norops*. **A.** Disposición divergente de los dedos de ambas manos de *Norops limifrons* (Mano derecha 142° y mano izquierda 136°). **B.** Disposición divergente de los dedos de ambas manos de *N. humilis* (mano derecha 114° y mano izquierda 135°). Las fotos fueron tomadas desde una vista ventral a la superficie de plástico donde se encuentran asentadas las lagartijas. Adicionalmente es posible observar en ambos ejemplares expansiones tegumentarias hacia los extremos de los dedos que corresponden a las laminillas adhesivas.

La Familia Dactyloidae (Townsend *et al.*, 2011), cuyos representantes son comúnmente conocidos como anoles, se consideraba hasta hace muy poco monogénica, representada por el género *Anolis*. Nicholson *et al.* (2012) segregaron a Dactyloidae en ocho géneros. Dactyloidae sufrió una gran radiación adaptativa en las islas caribeñas y como resultado se originaron independientemente especies con ecología y morfología similares llamados “ecomorfos” (Losos, 2009). La gran radiación de este clado se ha asociado a la presencia de laminillas adhesivas portadoras de setas microscópicas que permiten la adhesión a superficies verticales muy lisas como hojas o las cortezas de algunas plantas (Warheit *et al.*, 1999, Crandell *et al.*, 2014), lo que les permitió acceso a los nichos arbóreos. Entre los anoles, la variabilidad de trepar cambia con el uso de hábitats (Elstrott e Irschick, 2004).

Dos especies de Dactyloidae perteneciente al género *Norops*, especialmente abundantes en la estación Biológica La Selva, son *N. limifrons*, de hábitos arbóreos y *N. humilis*. Esta última especie, si bien es capaz de incursionar en el eco-espacio de las ramas finas, es predominantemente terrestre (Baruch *et al.*, 2016). Ambas especies, además de estar cercanamente emparentadas (Nicholson *et al.*, 2012), presentan tamaños prácticamente idénticos con, aproximadamente 46 mm de longitud hocico cloaca (Muñoz Chacón y Johnston, 2013). En este trabajo, ambas fueron evaluadas en sus elecciones de usar un tipo u otro de prensión.

Es lógico pensar que la selección natural en organismos arbóreo favorece el desarrollo de comportamientos y morfologías que minimicen las chances de caer, ya que esto podría implicar daños físicos y una mayor exposición a predadores. Entonces, aquellos organismos que viven en ambientes tridimensionales complejos y variables deben tener

adaptaciones que les permitan afrontar los desafíos de la vida arbórea también de manera variable. Con estas ideas establecidas como marco hipotético se esperaría encontrar que *N. limifrons* se desplace haciendo un uso más versátil de las prensiones que *N. humilis*.

Materiales y métodos

Ejemplares

Se capturaron tres ejemplares adultos de *Norops limifrons* y tres de *Norops humilis* en la estación biológica La Selva, Costa Rica. La identificación taxonómica se realizó en base a Muñoz Chacón y Johnston (2013). En cada caso se registró la ubicación de procedencia utilizando como guía el sistema de coordenadas demarcado en esta estación biológica. Los ejemplares fueron trasladados a un laboratorio que mantiene las condiciones ambientales similares a las condiciones de las cuales los individuos provienen, ya que está localizado en el seno de la estación biológica y fue construido para tal fin. Cada ejemplar fue alojado en un terrario individual (Fig. 3.2) que contaba con una percha de 4 mm de diámetro, que equivale aproximadamente al diámetro del cuello de estas especies. Las perchas poseían una pendiente de 60° respecto a la horizontal.



Fig. 3.2: Terrario en el que se encuentra alojado un ejemplar de *N. limifrons*. Se indica con una flecha la percha en la que se sujeta el individuo.

Área de procedencia de los ejemplares (Fig. 3.3)

La Estación Biológica está localizada en las tierras bajas del norte caribeño de Costa Rica (Provincia de Heredia). La localización precisa es 10° 26'N, 83° 59' W. La Selva comprende 1.600 hectáreas de bosque tropical húmedo y tierras alteradas. La precipitación es en promedio 4000 mm al año, valor que se mantienen bastante constantes a lo largo del año (McDade y Hartshorn, 1994).



Fig. 3.3. Ubicación geográfica de la Estación Biológica La Selva. **A.** Mapa de América Central y del Sur en el que se muestra con un indicador rojo la ubicación de la Estación Biológica La Selva. **B.** Mapa ampliado en donde se muestra Costa Rica con un indicador rojo de la ubicación de la Estación Biológica La Selva.

Prensiones (Fig. 3.4)

Se consideraron las cinco prensiones encontradas en ambas lagartijas. Estas corresponden a las prensiones 1 a 5 descritas en el Capítulo 2.



Fig. 3.4. *Norops humilis* ejecutando prensilidad con el uso de diversos tipos de agarre. A -E (Prensiones 1 a 5).

Toma de datos

Las observaciones se llevaron a cabo durante los días 9 y 10 de Febrero del 2016. Para cada ejemplar se observó y registró el tipo de prensión implicado en cada evento de sujeción al sustrato. Se indujo a los individuos a colocarse en las perchas en aquellos casos en que no lo hicieran espontáneamente (esto es, se los depositó cuidadosamente sobre la percha, ante lo cual los animales se respondían agarrándose de la misma). Se consideraron como eventos de sujeción al sustrato a situaciones en la que los animales se encontraron en reposo (no durante un desplazamiento en torno a la percha). Las observaciones se llevaron a cabo cada 20 minutos para cada ejemplar. Para asegurar que fueran eventos distintos y no posturas estáticas o pseudo-replicas, antes de cada observación se indujo a cada individuo a desplazarse sobre la percha para asegurarse de estar ante la presencia de un evento nuevo. Posteriormente los animales fueron liberados en su lugar exacto de procedencia.

Análisis de datos

Se calcularon las frecuencias absolutas de uso de cada agarre promedio para cada individuo y cada especie. Con el fin de estimar la versatilidad en el uso de las prensiones, se calculó el índice de dominancia de Simpson. El índice de dominancia, típicamente usado para cálculos de diversidad específica en distintos sitios, representa la probabilidad de que dos ítems (prensiones) dentro de un objeto de estudio (la mano), seleccionados al azar pertenezcan a la misma categoría (mismo tipo de prensión). El índice puede tomar valores

entre 0 y 1. Un valor 1 indica que todos los ítems pertenecen a la misma categoría o, en este caso, que no existe versatilidad de las posturas. Para interpretar con mayor facilidad este concepto, la versatilidad de posturas se calculó como el inverso del índice de dominancia. Así la versatilidad puede tomar el valor 1 como valor mínimo correspondiente a la existencia de una única prensión. El valor máximo que puede tomar la versatilidad es 5 dado que hay 5 prensiones posibles. Esto se calculó calculado usando el software estadístico R.

Resultados

Frecuencias Absolutas de Uso de Prensiones (Fig. 3.5.).

N. humilis usa predominantemente la prensión 1. Con pocos eventos de uso de las prensiones 4, 5 y 2. No se registró el uso de las prensiones de tipo 3. Al analizar las frecuencias en *N. limifrons* vemos que la prensión 3 es co-dominante con la prensión 1. Además en *N. limifrons* se observa que las prensiones 4 y 5 son usadas con mayor frecuencia que en *N. humilis*.

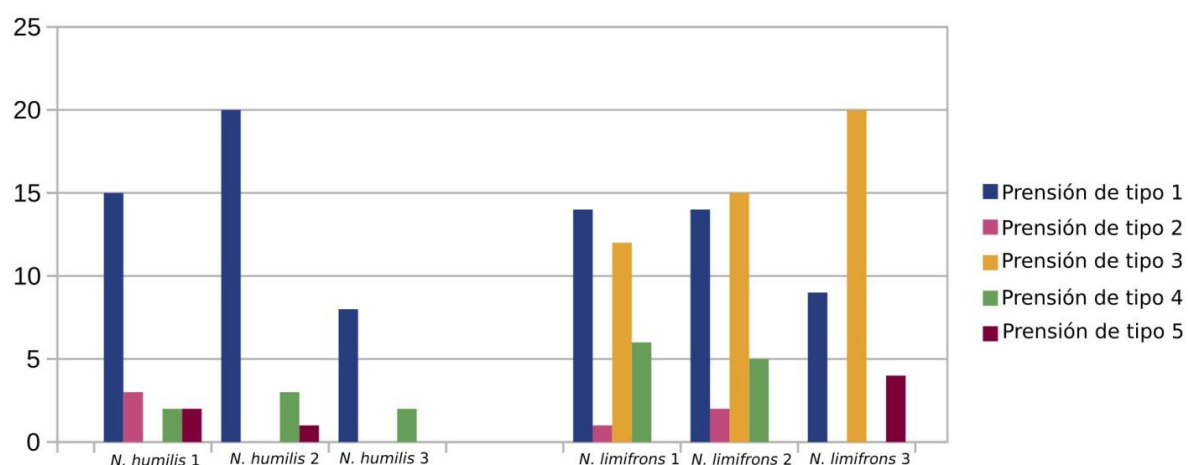


Fig. 3.5. Frecuencias absolutas de uso de diversas prensiones en *Norops humilis* y en *N. limifrons* (eje Y). Sobre el eje X se distribuyen los ejemplares de *Norops* evaluados. Los tipos de prensiones de 1 a 5 están por colores.

Versatilidad en el Uso de Prensiones

La versatilidad promedio (inverso de Simpson) para *N. humilis* fue notablemente menor que la expresada por *N. limifrons* (1.31 y 2.12 respectivamente). Los intervalos de confianzas de ambas no se superponen (Fig. 3.6)

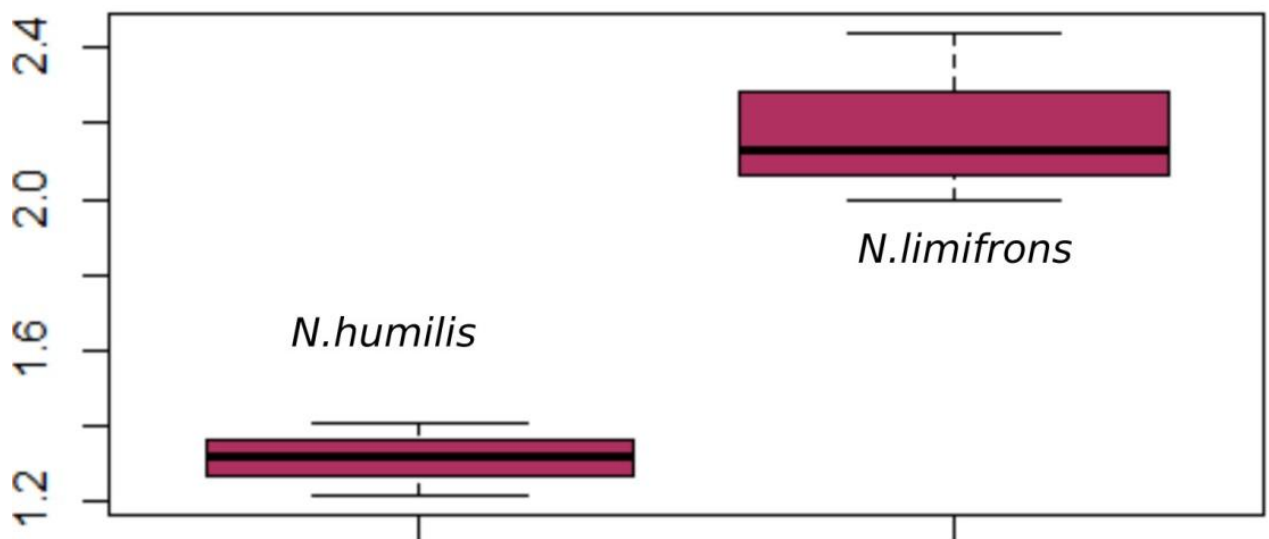


Fig. 3.6. Gráfico de cajas mostrando la versatilidad promedio para las dos especies analizadas. *N. limifrons* presenta una versatilidad promedio igual a 2,12; siendo esta mayor a la versatilidad promedio de *N. humilis*.

Discusión

Los resultados preliminares aquí expuestos muestran que *N. humilis* ejecuta un menor número de tipos de prensiones respecto de *N. limifrons* (Fig. 3.5). Adicionalmente, la versatilidad promedio de *N. humilis* es también menor a la versatilidad de *N. limifrons* (Fig. 3.6). Esto apoya la hipótesis de que la versatilidad en el uso de prensiones es una estrategia eficiente para afrontar la vida arbórea. El ambiente en el que *N. limifrons* desarrolla sus actividades impone un desafío a la permanencia en ramas con pendientes y diámetros variables durante los horarios de actividad y durante las horas de sueño. De manera que una respuesta variable, como la versatilidad en el uso de prensiones, podría representar una buena adecuación a la complejidad estructural del ambiente. *N. humilis* presenta además una versatilidad limitada ya que utiliza predominantemente la prensión de tipo 1, la que implica la postura menos especializada.

Entre distintos vertebrados con miembros prensiles como, anuros, primates y comadrejas, se ha visto que se usa el dedo 1 opuesto a los demás dedos para agarrar objetos (Napier, 1956; Hildebrand, 1995; Gray, 1997; entre otros). El segundo dígito tiende a no ser muy efectivo a la hora de agarrar objetos y en algunos primates de la familia Lorisidae se presenta débil y acortado. El koala y otros marsupiales falangéridos agarran ubicando el objeto entre el segundo y tercer dedo de la misma manera que lo hacen los camaleones con su pata trasera (el miembro anterior aloja al objeto agarrado entre el tercer y cuarto dígito) (Hildebrand, 1995). Se reconocen así la variabilidad de prensiones usadas entre vertebrados pertenecientes a diversos linajes. Sin embargo, la variabilidad intra-específica sólo había sido estudiada para algunos primates (Napier, 1956; Pouydebat *et al.*, 2009, 2011, 2014; Feix *et al.*, 2015). Cabe destacar que fuera de primates algunos trabajos reportan variabilidad intra-específica de prensiones en anuros (Gray *et al.*, 1997) y en lagartijas (Mendyk y Horn, 2011) aunque no sean trabajos expresamente enfocados en tal tema.

En *N. limifrons* se ve una co-dominancia entre las prensiones de tipo 1 y de tipo 3. Las morfologías subyacentes que expliquen la habilidad de la segunda hendidura interdigital en estas lagartijas son desconocidas. Sería interesante evaluar el comportamiento de estas especies en perchas de diámetro variable para evaluar si este patrón de dominancia se mantiene o es función del diámetro de la rama.

Las prensiones 2 y 5 fueron las menos usadas en ambas especies. Esto es llamativo dado que en otros vertebrados el dedo uno, el dedo o estructura más preaxial de la mano, junto con la hendidura interdigital primera, son protagónicos en las prensiones reportadas en diversos vertebrados. El uso de la hendidura 1 corresponde a la prensión de tipo dos según como se la definió en el capítulo dos. Tal protagonismo del dedo 1 se debería a su particular divergencia que hace que la primera hendidura provea un amplio espacio para alojar los objetos agarrados, con la posibilidad de ajustarse a tamaños diversos. Entre las especies de vertebrados con una divergencia predominante en la estructura más pre-axial de la mano se pueden mencionar *Ailuropoda melanoleuca* (Endo *et al.*, 2001), el panda rojo *Ailurus fulgens* (Salesa *et al.*, 2006); la musaraña arborícola *Tupaia minor* (Sargis, 2001); entre las comadrejas *Didelphis marsupialis* y *Philander opossum* (Landsmeer, 1979) y las ranas arborícolas del género *Phyllomedusa* (Sheil y Alamillo, 2005; Manzano *et al.*, 2008), como así también en primates en general (Almécija *et al.*, 2015). Dado que en los ejemplos expuestos esta estructura preaxial puede corresponder a un dedo I verdadero, como en primates, comadrejas y musarañas; a un dedo dos como en las ranas arborícolas o a un sesamoide radial, como en el panda gigante y panda rojo, es posible pensar que la es la hendidura interdigital la que brinde ventajas respecto a la ejecución de la prensión de tipo dos en estos grupos.

La divergencia del dedo I en la mano humana hace que este dedo esté notablemente diferenciado respecto a los otros dedos de la mano. La articulación carpo-metacarpal (establecida entre el trapecio y el Mc I, ver tabla 1.3) es clave, dado que permite movimientos de aducción-abducción y flexión-extensión del Mc I, equivalente a dos grados de libertad (Neumann, 2010). La gran movilidad del dedo I, especialmente los movimientos de aducción y abducción, en humanos genera por un lado que el grado de amplitud de la primera hendidura interdigital sea variable y por otro que su amplitud máxima exprese un elevado ángulo de divergencia respecto al Mc II.

El uso de la hendidura entre el dedo IV y V (postura 5) no está difundida entre los vertebrados de miembros pares prensiles. Es interesante especular sobre si existe una razón morfológica por la cual esta opción haya sido tan poco explorada evolutivamente. El hecho de que la cuarta hendidura interdigital sea la más alejada de la línea media del cuerpo podría explicar el que ésta sea la menos usada. Dado que para especies trepadoras acercar el centro de masa a la superficie en la que se trepa es una de las estrategias que previenen la torsión

(torque) del animal trepador (Cartmill, 1985), el uso de las hendiduras pre-axiales podría facilitar esta estrategia.

Si bien este trabajo es preliminar, representa una prueba piloto para abordar posteriormente la función prensilidad de manera empírica con trabajo de campo. En el clado Squamata no hay estudios sobre la prensilidad que indaguen acerca de los detalles comportamentales, ni de las categorías de agarre específicas que toma la mano. Adicionalmente, representa una incursión en la taxonomía de la prensilidad por fuera de los primates, donde ésta ha sido vastamente estudiada (Feix *et al.*, 2015), lo que a su vez posibilita el estudio de la prensilidad a nivel Tetrapoda permitiendo profundizar en las equivalencias de los tipos de prensiones ejercidas entre los linajes.

CAPÍTULO 4

Relación Forma- Función- Ambiente e Historia Evolutiva

Resumen

Dos aspectos con los cuales se vincula la función prensilidad son: la morfología que permite que ésta ocurra y las presiones selectivas que la promovieron. Respecto a la relación forma-función, estudios previos muestran que la función prensilidad presenta correlatos óseos claros. Respecto a la relación función-ambiente existen cuatro factores principales que se relacionan de manera íntima con el concepto de rol biológico por limitar las tasas reproductivas de los organismos en una población: alimentación, evasión de la predación, evasión de daños físicos y reproducción. La prensilidad en tetrápodos actuales ha sido asociada con todos ellos. Respecto a las fuerzas selectivas que habrían dado origen a esta función, se han planteado al menos dos hipótesis: (a) Se originó en el contexto de la captura de presas móviles en relación a comportamiento de caza; (b) Se originó en el contexto de la adquisición de locomoción arbórea en ramas finas. Los objetivos de este capítulo son, por un lado, la búsqueda de descriptores morfométricos en el esqueleto de la mano de lagartijas relacionados a la función prensilidad y por otro la indagación acerca del origen evolutivo de la prensilidad. Para esto se usó una matriz morfométrica construida considerando 52 variables y 278 especímenes, correspondientes 24 géneros y a 13 familias de Squamata. Para explorar los datos, reducir las dimensiones del conjunto de datos y organizar las variables originales en un sistema más simple, se desarrollaron 3 PCAs (Análisis de Componentes Principales) usando sub-conjuntos de variables correspondientes a: 1) El carpo, 2) El metacarpo y 3) Los dígitos. Aquellas variables que mostraron ser más contributivas a la construcción de las variables sintéticas fueron seleccionadas para ser usadas en análisis subsiguientes. Para explorar cuales variables morfométricas explican mejor la variación funcional entre lagartijas se corrieron modelos lineales generalizados en tres grupos de variables. Este método permite modelar la morfología que permite una función dada. La prensilidad fue considerada la única variable respuesta, con valores de 0 y 1, mientras que las variables originales retenidas luego de realizar los PCAs fueron consideradas variables predictoras. Se obtuvieron seis variables asociadas con la prensilidad. Las variables que resultaron buenas predictoras de la prensilidad fueron optimizadas en la filogenia de Squamata. Asimismo se optimizó la prensilidad y la arborealidad. La función prensilidad en Squamata puede desarrollarse por manos que exhiben al menos dos combinaciones de características óseas originadas independientemente. La primera combinación implica un

hueso central muy elongado, un sesamoide palmar reducido, un ángulo de divergencia entre los dedos mayor a 90° , un quinto metacarpal esbelto y falanges esbeltas, presentes en, por ejemplo, *Anolis* sp. y *Tropidurus* sp. La segunda combinación de características implica un hueso central elongado, la ausencia de sesamoide palmar, un ángulo de divergencia mayor a 90° , un quinto metacarpal esbelto y falanges esbeltas todas ellas presentes en geckos. Los resultados de este trabajo sugieren un origen de la prensilidad anidado en el origen de la arborealidad en Squamata. Así, el surgimiento de la prensilidad como respuesta a presiones selectivas asociadas a la locomoción en ramas finas podría haber habilitado otros roles biológico dependientes de la ésta, tal como la manipulación de presas.

Introducción

La mano tetrápoda representa un ejemplo tan icónico de la precisa correspondencia entre la forma y la función que Darwin (1859: 434) menciona tal asociación en el “Origen de las Especies por vías de Selección Natural”:

“What can be more curious than the hand of a man formed for grasping, that of a mole for digging, the leg of the horse, the paddle of the porpoise and the wing of the bat, should all be constructed on the same pattern and should include the same bones, in the same relative positions?”

4

El paradigma adaptacionista moderno explica tal precisión forma-función mediante el planteo de que las estructuras orgánicas complejas están moldeadas principalmente por la selección natural (Lauder, 1996). Este marco teórico enfatiza la importancia de la selección natural en alterar fenotipos en respuestas a las demandas ambientales (Ricklefs y Miles, 1994; Vanhooydonck y Irschick, 2002; Goodman *et al.*, 2009; Houssaye *et al.*, 2010; Fabre *et al.*, 2013).

Relación Función-Facultad- Rol biológico

Manteniendo la lógica que distingue entre función, facultad y rol biológico (Bock y von Wahlert, 1965; Vizcaíno *et al.*, 2016; ver introducción) se ha considerado en este trabajo que la prensilidad es una función mecánica ejercida por la mano. La facultad de la función prensilidad en lagartijas puede ser, o agarrarse de alguna estructura (típicamente una rama), o bien agarrar un objeto y fijarlo respecto al cuerpo. A su vez, el rol biológico relacionado a la prensilidad depende de la cual sea la facultad asociada a dicha función. Si la facultad implica la sujeción del cuerpo del animal respecto de una estructura fija, el rol biológico se podría

4

¿Qué puede ser más curioso que la mano de un hombre formada para agarrar, la de un topo para cavar, la pata de un caballo, la aleta de una marsopa o el ala de un murciélago que son todos contruidos sobre el mismo patrón y deben incluir los mismos huesos en la misma posición relativa?

relacionar al acceso a ambientes complejos que brindan protección, vías de escape de depredadores y acceso a alimentos no disponibles de otra manera. En cambio si la facultad asociada a la prensilidad es la de sujetar un objeto respecto al cuerpo, entonces el rol biológico asociado podría ser la captura y manipulación de presas o, en el caso de machos, la sujeción de la hembra en el apareamiento. Existen cuatro factores principales que se relacionan de manera íntima con el concepto de rol biológico: la alimentación, la evasión de la predación, la evasión de daños físicos y la reproducción. Estos factores limitan las tasas reproductivas de los organismos en una población. La prensilidad en Tetrapoda ha sido asociada a todos estos factores.

La vinculación entre prensilidad y alimentación se ha reportado en diversos anuros acuáticos y terrestres (Gray *et al.*, 1997; Manzano *et al.*, 2008). Los casos en que la prensilidad permite el acceso al eco-espacio arbóreo que, a su vez, brinda acceso a recursos alimenticios de otra manera inaccesibles, también debe categorizarse bajo el rol biológico asociado a la alimentación. Sargis (2001) reporta que la musaraña *Tupaia minor* frecuentemente agarra con sus manos lombrices, grillos y frutas y también se sujeta de ramas. En primates, la posibilidad de agarrar objetos es un comportamiento clave en la obtención de alimentos, tanto estáticos (frutas, hojas) como “dinámicos” (insectos y otras presas) (Pouydebat *et al.*, 2008). En este contexto, Sussman (1991) plantea que el origen evolutivo de la prensilidad en primates estuvo asociado a la explotación de frutos de las angiospermas. En los Squamata, Mendyk y Horn (2011) reportan prensilidad en el varánido *Varanus beccarii* en relación a la manipulación de presas.

La relación entre la prensilidad y la evasión de la depredación o de otras causas de muerte también ha sido reportada bajo estrategias muy variadas (Garland y Losos, 1994; Crandell *et al.*, 2014; Toro *et al.*, 2004). Peckre *et al.* (2016) reportan co-evolución entre el comportamiento de cargar a las crías en el pelaje y la prensilidad manual en primates estrepsirinos, en los que la capacidad de la cría de agarrarse al pelaje de la madre resulta crucial en la evasión de daños físicos potenciales en una caída, además de evitar la depredación.

El concepto de prensilidad resulta clave en relación a la locomoción, alimentación y reproducción en muchas especies de vertebrados, con esperable alto impacto sobre el fitness de los individuos (Sustaita *et al.*, 2013). En primates, el uso de la mano es crucial durante la locomoción, el forrajeo, la manipulación de objetos y las interacciones sociales (Peckre *et al.*, 2016). En lagartijas, la prensilidad, parece estar en gran medida seleccionada en relación de

la posibilidad de desplazamiento en ambientes tridimensionales complejos jugando un rol menos importante en comportamientos como alimentación o apareamiento que en otros tetrápodos resultan muy relevantes (Sustaita *et al.*, 2013).

Relación Función -Ambiente: Prensilidad y Eco-espacio arbóreo

Los tetrápodos que trepan son denominados generalmente **escansoriales**. Trepar implica moverse en soportes con superficies de pendientes empinadas y hasta verticales. El hábito trepador ha evolucionado independientemente en múltiples eventos (Fröbisch y Reisz, 2011). Los animales trepadores se enfrentan a una serie de desafíos que les exigen poseer ciertos mecanismos básicos para lograr desplazarse en un sustrato discontinuo, de ancho variable y orientado en todos los ángulos posibles. Estos desafíos son especialmente exigentes si se trata del ambiente existente en el seno de un árbol (Cartmill, 1985). Los vertebrados arborícolas son un importante componente de los ecosistemas terrestres. Muchos linajes han invadido repetida e independientemente este eco-espacio (Fröbisch y Reisz, 2009). Estos deben evitar caídas tanto durante sus horarios de actividad, como durante el descanso. La función prensil representa uno de los pocos mecanismos que, en conjunto con fuerzas de succión, balanceo de brazos, colgarse de ramas, adhesiones al sustrato y el vuelo, permitieron la incursión dentro del eco-espacio arbóreo (Cartmill 1985, Hildebrand y Goslow, 2002; Fröbisch y Reisz, 2009). En este contexto, el miembro anterior juega un rol central en el mantenimiento del centro de masa cercano a la superficie (Gomes y Kohlsdorf, 2011) por lo que ayuda a los trepadores a evitar el riesgo de caída (Hildebrand, 1985).

Todos los grandes clados tetrápodos han adquirido prensilidad manual asociada a la arborealidad (anuros: Manzano *et al.*, 2017; lagartijas: Herrel *et al.*, 2012; Crandell *et al.*, 2014; sinápsidos fósiles: Fröbisch y Reisz, 2011; marsupiales: Sargis, 2001; primates: Sussman, 1991; Bloch y Boyer, 2002; diversos grupos: Cartmill, 1985; Hildebrand y Goslow, 2001; Sustaita *et al.*, 2013).

Relación Forma-Función: Patrones Morfológicos Asociados a la Función Prensilidad

Es posible reconocer adaptaciones eco-morfológicas comunes en comportamientos arbóreos (Sussman, 1998; Hopson, 2001; Sargis, 2001; Sustaita *et al.*, 2013; Crandell *et al.*, 2014; Martill *et al.*, 2016). Algunos de estos mecanismos están restringidos a ciertos grupos, por ejemplo, el balanceo de brazos se limita a primates y la adhesión tiene fuertes restricciones de tamaño limitándose a animales muy pequeños. La prensilidad, sin embargo, está mucho más difundida y ha sido muy estudiada en primates, otros mamíferos placentarios, marsupiales, lagartijas (principalmente camaleones) y aves (Hildebrand y Goslow, 2001; Sustaita *et al.*, 2013). La prensilidad y el comportamiento trepador pueden ser reconocidos en el registro fósil dado a que tiene correlatos óseos claros (e.g. Hamrick, 1996; Hopson, 2001; Bloch y Boyer 2002; Kirk *et al.*, 2008; Salton y Sargis, 2008; Fröbisch y Reisz, 2009; Kümmell y Frey, 2012a; Fabre *et al.*, 2013; Feix *et al.*, 2015; Martill *et al.*, 2016).

La oponibilidad del dedo I, es decir su amplio ángulo de divergencia respecto a los demás dedos, ha sido asociado a la prensilidad en las manos de tetrápodos (tetrápodos en general: Cartmill, 1985; anuros: Sheil y Alamillo, 2005; Manzano *et al.*, 2008; primates: Napier, 1956; Youlatos, 1999; Lemelin y Schmitt, 1998; osos: Endo *et al.*, 2001). Entre estos indicadores, en Squamata, se interpretó el acortamiento relativo de las falanges intermedias en los dedos más largos de (IV y V) como una modificación asociada con la capacidad de trepar (Arnold, 1998; Evans y Barbadillo, 1998). Fröbisch y Reisz (2009) analizaron una variedad de proporciones falangeales en organismos actuales, con el fin de correlacionar con comportamientos locomotores que puedan servir de base para inferencias sobre locomoción en fósiles. Estos autores remarcen la presencia de falanges pre-ungueales (la cuarta falange en el caso del dedo IV) largas en el sinápsido paleozoico *Suminia* y lo asocian a la arborealidad en este taxón. Las familias Polychrotidae, Gekkonidae, Varanidae y Phyllodactylidae presentan falanges pre-ungueales particularmente largas en el dedo IV (ver Capítulo 1), presentando todas ellas representantes arbóreos, lo cual sustenta la propuesta de Fröbisch y Reisz (2009).

Origen de la prensilidad

Habilidades sofisticadas de la mano, entre las que se incluye la prensilidad, podrían haberse originado en los primeros tetrápodos (Iwaniuk y Whishaw, 2000), dado que se han reportado en anfibios (Gray, 1997; Manzano *et al.*, 2008), cocodrilos (Iwaniuk y Whishaw, 2000), lagartijas (Abdala *et al.*, 2009; Mendyk y Horn, 2011) y mamíferos (Costello y

Fragaszy, 1988; Whishaw y Pellis, 1990; Godinot y Beard, 1991; Hamrick, 1996; Ivanco, *et al.*, 1996; Iwaniuk y Whishaw, 2000; Sargis, 2001; Jungers *et al.*, 2005; Lemelin *et al.*, 2008; Kirk *et al.*, 2008; Pouydebat *et al.*, 2008; Tocheri *et al.*, 2008; Toussaint y Meugnot, 2013; Fabre *et al.*, 2013; entre muchos otros).

Respecto a las **presiones selectivas** responsables del establecimiento de la prensilidad manual se han planteado, en diversos grupos de tetrápodos, al menos dos hipótesis (a) Se originó en el contexto de la captura de presas móviles en relación a comportamiento de caza (Gray, 1997; Iwaniuk y Whishaw, 2000; Godinot, 2007; Sustaita *et al.*, 2013); (b) Se originó en el contexto de la adquisición de locomoción arbórea en ramas finas. Esta teoría se basa, en parte, en el hecho de que las especies que ejecutan prensilidad manual además ejecutan prensilidad en las patas posteriores (Sustaita *et al.*, 2013; Abdala *et al.*, 2014). Según esta alternativa, las manos podrían haberse liberado posteriormente de la tarea de sujeción a sustrato mientras las que patas traseras se mantuvieran ese rol. Así las manos podrían desempeñar una función adicional de manera eventual (Brácha, Zhuravin y Bureš, 1990; Salesa *et al.*, 2006; Endo *et al.*, 2001; Manzano *et al.*, 2008; Sustaita *et al.*, 2013; Fabre *et al.*, 2013; Herrel *et al.*, 2013). Entonces la captura y manipulación de presas podría implicar una adquisición secundaria.

Recientemente, Toussaint y Meugnot (2013) consideraron las dos hipótesis antes mencionadas en el contexto de la evolución de la prensilidad en un primate de pequeño tamaño (ver también Reghem *et al.*, 2011). Ellos concluyen que el nicho de las ramas finas puede representar una presión selectiva relevante y que la emergencia de la capacidad de la manipular presas en primates habría ocurrido posteriormente (ver también Sussman, 1991; Sussman y Raven, 1978). Las conclusiones de Toussaint y Meugnot (2013) apoyan algunas inferencias establecidas previamente para grupos no mamalianos. En concordancia con esta idea, la prensilidad habría evolucionado únicamente en grupos habitantes de nichos arbóreos de ramas finas, de manera que la habilidad de trepar sería una pre-adaptación (**exaptación**) respecto a la habilidad de agarrar presas (Gray, 1997; Manzano *et al.*, 2008; Abdala *et al.*, 2009; Sustaita *et al.*, 2013).

En este capítulo se evalúa la existencia de descriptores morfológicos cualitativos y morfométricos del esqueleto óseo de la mano de lagartijas en relación a la función prensilidad. Se evalúa también cómo se relacionan algunos de estos caracteres morfológicos entre sí. Los patrones morfométricos identificados se evalúan en una filogenia de Squamata (Wiens *et al.*, 2012) con el fin de poder interpretar si estas características pudieron haber

resultado de procesos adaptativos en relación a la prensilidad. Asimismo se analiza la relación entre la evolución la prensilidad y la evolución de la arborealidad.

Materiales y Métodos

Adquisición de datos

Forma

Datos morfométricos. Con base en fotografías y radiografías se midieron todas las piezas esqueléticas de la mano en vista dorsal. Para cada pieza se registró su longitud próximo-distal y latero-medial (“alto” y “ancho”). Se midieron 52 variables morfométricas óseas correspondientes al carpo, metacarpo y dígitos (ver apéndice 1). Cada una de estas medidas se tomó tres veces, luego se las promedió y se incluyó este promedio en la matriz. Dado que la falange ungueal puede presentar o no el capuchón queratinoso, ésta no fue considerada para los datos morfométricos. Las variables morfométricas utilizadas pueden consultarse en la Tabla 4.1.

Tabla 4.1.

Región de la Mano	Variable
Carpó	Longitud Radial
	Ancho Radial
	Longitud Ulnar
	Ancho Ulnar
	Longitud Central
	Ancho Central
	Carpal Distal I Longitud
	Carpal Distal I Ancho
	Carpal Distal II Longitud
	Carpal Distal II Ancho
	Carpal Distal III Longitud
	Carpal Distal III Ancho
	Carpal Distal IV Longitud
	Carpal Distal IV Ancho
	Carpal Distal V Longitud
	Carpal Distal V Ancho
	Ángulo de Divergencia entre los Mc I y III
	Ángulo de Divergencia entre los Mc I y III
	Sesamoide Palmar Longitud
	Sesamoide Palmar Ancho
	Pisiforme Longitud
	Pisiforme Ancho
Metacarpo	Longitud Metacarpal I
	Ancho Metacarpal I
	Longitud Metacarpal II
	Ancho Metacarpal II
	Longitud Metacarpal III
	Ancho Metacarpal III

	Longitud Metacarpal IV
	Ancho Metacarpal IV
	Longitud Metacarpal V
	Ancho Metacarpal V
Dígitos	Dígito I, Falange 1, Longitud
	Dígito I, Falange 1, Ancho
	Dígito II, Falange 1, Longitud
	Dígito II, Falange 1, Ancho
	Dígito II, Falange 2, Longitud
	Dígito II, Falange 2, Ancho
	Dígito III, Falange 1, Longitud
	Dígito III, Falange 1, Ancho
	Dígito III, Falange 2, Longitud
	Dígito III, Falange 2, Ancho
	Dígito III, Falange 3, Longitud
	Dígito III, Falange 3, Ancho
	Dígito IV, Falange 1, Longitud
	Dígito IV, Falange 1, Ancho
	Dígito IV, Falange 2, Longitud
	Dígito IV, Falange 2, Ancho
	Dígito IV, Falange 3, Longitud
	Dígito IV, Falange 3, Ancho
	Dígito IV, Falange 4, Longitud
	Dígito IV, Falange 4, Ancho
	Dígito V, Falange 1, Longitud
	Dígito V, Falange 1, Ancho
	Dígito V, Falange 2, Longitud
	Dígito V, Falange 2, Ancho

Tabla 4.1. La tabla muestra el total de variables morfométricas utilizadas para construir la matriz principal a partir de la cual se realizaron los análisis. Se indican también nombres cortos de las variables incluidos en las figuras.

Se construyó una matriz morfométrica con 428 especímenes correspondientes a 156 especies, 63 géneros y 17 familias de Squamata. Las medidas de 288 especímenes se tomaron de material previamente transparentado y teñido diferencialmente. Las medidas de los 140 especímenes restantes fueron tomadas en base a radiografías. Todas las medidas fueron realizadas utilizando el programa analizador de imágenes Image J (= Fiji) (Schindelin *et al.*, 2012). Si bien es posible que existan diferencias entre los datos procedentes del material diafanizado y el material radiografiado, se consideró que la gran cantidad de información generada por el considerable aumento del tamaño de la matriz al combinar ambas fuentes justifica su consideración conjunta.

Determinación del coeficiente de variación. Con el fin de determinar el número de decimales a utilizar se calculó el coeficiente de variación en base a un sub-conjunto de la muestra de ejemplares, lo que permite que las medidas tomadas incluyan una resolución relevante. Para esto se midió un subconjunto de datos bajo dos resoluciones diferentes. En una oportunidad se consideraron dos decimales y en otra, tres decimales. A ambos resultados se le calculó el coeficiente de variación que considera simultáneamente la magnitud de la variable como su desvío estándar. Este cálculo permite evaluar la relación entre el tamaño de la media y la variabilidad de la variable. Un mayor valor del coeficiente de variación indica mayor heterogeneidad de los valores de la variable y un menor valor del coeficiente de variación indica mayor homogeneidad en los valores de la variable. La comparación entre ambos coeficientes permitió establecer que sí disminuye el error al agregar el tercer decimal.

La matriz morfométrica así construida fue utilizada para completar los objetivos correspondientes desarrollados en los capítulos 4 y 5.

Función. Se categorizaron los taxa aquí estudiados según sus habilidades manuales. Se consideraron las categorías prensil y no prensil como los dos únicos estados. Para esto se utilizaron fuentes diversas (reportes en la literatura, observaciones personales, consultas a expertos y análisis de fotografías).

Ambiente. Se categorizaron los taxa aquí estudiados según el ambiente en el que viven. Se consideraron las categorías: arbóreo y no arbóreo como los dos únicos estados. Para esto se

utilizaron fuentes diversas (reportes en la literatura, observaciones personales y consultas a expertos).

Hipótesis filogenética. Se escogió la hipótesis de relación filogenética para Squamata propuesta por Wiens *et al.* (2012). Esta hipótesis de relación se basó en una base de datos moleculares muy grande que comprende 161 especies de Squamata y 44 loci moleculares, haciendo de esta una muy buena alternativa para realizar inferencias evolutivas.

Análisis de datos

Se utilizó la matriz principal de variables morfométricas de la mano que incluyó 51 variables, 278 especímenes, 24 géneros y 13 familias de Squamata. Esta matriz se dividió en tres subconjuntos de datos que correspondieron a los módulos funcionales: carpo; metacarpo y falanges (Tabla 4.1). Tal división se realizó con el objeto de desarrollar un análisis regionalizado. Los análisis se realizaron a nivel de género.

Todas las variables fueron corregidas por tamaño a través de un método de corrección que usa la media geométrica calculada por individuo.

Cálculo de la media geométrica. La media geométrica para n números, es la raíz n -ésima del producto de todos esos números. Siendo n el número total de variables, la media geométrica para un individuo dado fue la n -ésima raíz del producto de cada una de las medidas de ese individuo.

Corrección de tamaño usando la media geométrica. Cada una de las medidas de la matriz fue dividida en su media geométrica. Con estos nuevos valores corregidos se construyó una nueva matriz en la que el efecto del tamaño de los animales no representó una fuente de variación. Esta estrategia se tomó de Morales y Giannini (2010). En base a esta nueva matriz en la que el tamaño se removió, se promediaron aritméticamente los valores por género.

Dada la gran cantidad de variables de la mano, la indagación sobre cuál o cuáles de estas variables contribuyen a la ejecución de la función prensil requiere un proceso inicial exploratorio que permita evaluar primero su variabilidad intrínseca. Para esto, los datos fueron sometidos a una serie un análisis de componentes principales (PCA). El análisis de componentes principales es un método estadístico multivariado y como tal busca determinar la contribución de varios factores a un evento o resultado. El análisis de componentes principales se basa en la construcción de una transformación lineal del conjunto de datos que genera un nuevo sistema de coordenadas. Este sistema de coordenadas es un espacio multidimensional que incluye a un número de variables sintéticas (construidas por el método) que equivale al número de variables originales. En este

nuevo sistema de coordenadas la mayor varianza del conjunto de datos es capturada por el componente principal 1 (PC1), la segunda mayor varianza es capturada por el segundo componente principal y así sucesivamente. Por este procedimiento, este método nos ayuda a encontrar las causas de la variabilidad en un conjunto de datos y ordenarlas por su importancia relativa. Una manera de representar los resultados es mediante un gráfico doble (biplot) en el que se muestra simultáneamente la distribución espacial de los objetos de estudio (especies, géneros, familias, localidades) en el nuevo sistema de coordenadas, y muestra también cómo y en qué grado se relacionan las variables originales con las variables sintéticas (transformaciones lineales).

Se pueden usar estos métodos para identificar las variables menos contributivas a la variabilidad en un sistema de manera de poder eliminarlas, simplificando así modelos estadísticos en los que el número de variables sea un problema. Para reducir las dimensiones de los datos y para simplificar la organización de las variables se desarrollaron 3 PCAs (Análisis de componentes principales) correspondientes a los sub-conjuntos de datos de la región carpiana, la región metacarpiana y la región de los dígitos (Tabla 4.1.).

Selección de variables. Con base en los resultados del análisis de componentes principales se ordenaron las variables morfométricas originales según su contribución a la formación de las variables sintéticas (es decir a sus “cargas” o *loadings* en inglés). Cada carga representa la correlación entre una variable original y la combinación lineal de variables originales (variable sintética o componentes principales).

Aquellas variables que fueron las más contributivas a la construcción de las variables sintéticas fueron retenidas para los análisis subsiguientes (modelos lineales generalizados).

Modelos morfo-funcionales.

Se buscó modelar la morfología que habilite la función prensilidad. Con el fin de explorar cual de las variables originales retenidas (después de los PCAs) en base a su variabilidad explica mejor la variación en las posibilidades funcionales de las manos de Squamata, se corrieron **modelos lineales generalizados (GLMs)** para los tres subconjuntos de datos. Se usó una estructura de error binomial para datos no-agregados. Los GLMs (Nelder y Wedderburn, 1972) representan una modificación que flexibiliza a las regresiones lineales generales (LMs) de manera que pueden usarse en sistemas cuyas variables respuesta tienen modelos de distribución de errores que difieran de la distribución normal (un requisito para la aplicación de LMs). Los GLMs permiten relacionar los datos con variables respuestas mediante una función de enlace que depende

de la familia de distribución a la que se ajuste el error de tal variable respuesta. La función de enlace provee la relación entre un predictor lineal y la media de la función de distribución.

Este método permite modelar la morfología subyacente a un rasgo funcional. Siguiendo la lógica del paradigma forma-función se consideró a la función prensilidad como variable respuesta y se asumió que ésta toma como valores 0 y 1. Las variables morfométricas originales retenidas por el análisis de componentes principales fueron consideradas variables predictoras.

Los modelos se desarrollaron usando una función de enlace tipo *logit* para una distribución Bernoulli.

Construcción y selección de modelos. En una primera instancia se modeló la relación entre cada variable predictiva seleccionada y la variable respuesta de manera independiente. Luego se fue agregando sucesivamente otras variables significativas al modelo en un proceso “hacia adelante” (*forward*) no automatizado, es decir, evaluado por el usuario. A través de este criterio (de significancia estadística) aquellas variables que no fueron determinadas como buenas predictoras de la función prensilidad, es decir, no fueron significativas, fueron descartadas. En una segunda instancia se siguió el criterio de selección de modelos AIC (*Akaike information criterion*) siguiendo a Burnham y Anderson (2004). Este criterio evalúa tanto el ajuste del modelo a los datos como la complejidad del modelo. Cuanto más pequeño es el AIC mejor es el ajuste. El AIC es muy útil para comparar modelos similares con distintos grados de complejidad (Cayuela, 2010). Se prioriza modelos simples sobre modelos complejos. Las variables morfométricas incluidas en los modelos finalmente escogidos fueron luego evaluadas en el contexto evolutivo de Squamata (ver abajo).

Reconstrucción de Estados Ancestrales

Se trazó la historia evolutiva de los caracteres morfométricos encontrados asociados a la prensilidad sobre la filogenia de Squamata propuesta por Wiens *et al.* (2012). La misma fue reducida a aquellos taxa usados en estos análisis. La reconstrucción de estados ancestrales implica la asignación de valores a los nodos ancestrales permitiendo una evaluación formal de su historia evolutiva. La **optimización** de caracteres se hizo siguiendo el **criterio de parsimonia**. Dado que muchas de las especies estudiadas en este trabajo no se incluyen en este cladograma molecular, se realizaron inferencias a nivel de género.

Adicionalmente, dos variables discretas fueron consideradas en el trazado de estados ancestrales: prensilidad y arborealidad.

Los análisis estadísticos fueron implementados en el entorno estadístico R (R Development Core Team, 2011). Para las reconstrucciones de estados ancestrales se utilizó el programa Mesquite (Maddison y Maddison, 2009).

Resultados

Función

Registros de Prensilidad en Squamata a nivel de Familia. Entre las lagartijas se han reportado al menos 12 familias con prensilidad manual (Tabla 4.1). Entre éstas, seis familias pertenecen al clado Gekkota (Carphodactylidae, Diplodactylidae, Eublepharidae, Gekkonidae, Phyllodactylidae y Sphaerodactylidae); cuatro pertenecen al clado Iguania (Tropiduridae, Polychrotidae, Dactyloidae y Chamaeleonidae) y una, Varanidae, pertenece al clado Anguimorpha (Wiens *et al.*, 2012). En todas las familias reportadas, el tipo de prensilidad presente se restringe a diversos tipos de prensiones de potencia. En el caso de los varánidos, *Varanus beccarii* se observa adicionalmente a la prensión de potencia, prensión intermedia (Mendyk y Horn, 2011).

Tabla 4.1

	Familia	Tipo de Prensión	Referencia
Gekkota			
1	Eublepharidae	Prensión de Potencia	Fontanarroza y Abdala (2014)
2	Diplodactylidae	Prensión de Potencia	GF
3	Phyllodactylidae	Prensión de Potencia	Fontanarroza y Abdala (2014)
4	Sphaerodactylidae	Prensión de Potencia	Fontanarroza y Abdala (2014)
5	Gekkonidae	Prensión de Potencia	Abdala <i>et al.</i> (2009); Fontanarroza y Abdala (2014)
6	Carphodactylidae	Prensión de Potencia	GF
Iguania			

7	Polychrotidae	Prensión de Potencia	Abdala <i>et al.</i> (2009); Tabla 2.2
8	Dactyloidae	Prensión de Potencia	Abdala <i>et al.</i> (2009); Crandell <i>et al.</i> (2014); ver tabla 2.2
9	Corytophanidae	Prensión de Potencia	GF; Tabla 2.2
10	Tropiduridae	Prensión de Potencia	GF, Tabla 2.2
11	Chamaeleonidae	Prensión de Potencia	Herrel <i>et al.</i> (2012); Tabla 2.2
<hr/> Anguimorpha <hr/>			
12	Varanidae	Prensión de Potencia e Intermedia	Mendyk y Horn (2011); Tabla 2.2

Tabla 4.1: Familias de Squamata que exhiben prensilidad. Se indica la pertenencia de las mismas a clados de mayor jerarquía siguiendo a Wiens *et al.* (2012). Se indica el o los tipos de prensión que se reportaron en cada familia según el criterio de Potencia vs. Precisión (ver Capítulo 2). La tercera columna indica la referencia sobre la asignación del tipo de prensilidad. GF: Gabriela Fontanarrosa.

Registros de Prensilidad en Squamata a nivel de Géneros. La Tabla 4.3 muestra una lista de géneros que fueron utilizados en los modelos morfo-funcionales (ver abajo) en la que se indica si poseen o no manos prensiles. Los géneros *Anolis*, *Eublepharis*, *Thecadactylus*, *Homonota*, *Phyllorhizus* y *Tropidurus* presentan prensilidad.

Tabla 4.2

Género	Familia	PR	AR	Fuente
<i>Ameiva</i>	Teiidae	0	0	Fontanarrosa y Abdala (2014) #

<i>Ameivula</i>	idae	0	0	Arias <i>et al.</i> (2014)
<i>Anisolepis</i>	Leiosauridae	?	1	--
<i>Anolis</i>	Dactyloidae	1	1	Abdala <i>et al.</i> (2009) #, Crandell <i>et al.</i> (2014); Fontanarroza y Abdala (2014); Gabriela Fontanarroza +
<i>Cercosaura</i>	Gymnophthalmidae	0	0	Fontanarroza y Abdala (2014)
<i>Cnemidophorus</i>	Teiidae	0	0	Virginia Abdala +, Gabriela Fontanarroza +
<i>Eublepharis</i>	Eublepharidae	1	0	Fontanarroza y Abdala (2014)
<i>Thecadactylus</i>	Phyllodactylidae	1	1	Fontanarroza y Abdala (2014); Gabriela Fontanarroza +
<i>Homonota</i>	Phyllodactylidae	1	0	Fontanarroza y Abdala (2014); Virginia Abdala +, Gabriela Fontanarroza +
<i>Iguana</i>	Iguanidae	0	1	Tulli <i>et al.</i> (2009); Virginia Abdala +, Gabriela Fontanarroza +

<i>Kentropix</i>	Teiidae	0	0	Virginia Abdala +
<i>Liolaemus</i>	Liolaemidae	0	0	Tulli <i>et al.</i> (2009) #; Fontanarro y Abdala (2014) #; Halloy <i>et al.</i> (1998)#; Virginia Abdala +, Gabriela Fontanarro y +
<i>Mabuya</i>	Scincidae	0	0	Fontanarro y Abdala (2014) #
<i>Pholidobolus</i>	Gymnophthalmidae	0	0	Torres Carvajal <i>et al.</i> , (2014) °
<i>Phylllopezus</i>	Phyllodactylidae	1	1	Fontanarro y Abdala (2014) #, Virginia Abdala +
<i>Gonatodes</i>	Sphaerodactylidae	1	1	Gabriela Fontanarro y +
<i>Phymaturus</i>	Liolaemidae	0	0	Lobo y Quinteros (2005) # Virginia Abdala +
<i>Physignathus</i>	Agamidae	0	1	Honda <i>et al.</i> , (2000)#
<i>Prionodactylus</i>	Gymnophthalmidae	0	0	Vitt <i>et al.</i> (2003)°
<i>Protoporus</i>	Gymnophthalmidae	0	0	Mamaní <i>et al.</i> (2015) #
<i>Stenocercus</i>	Tropiduridae	0	0	Frost (1992) #, °
<i>Tropidurus</i>	Tropiduridae	1	1	Virginia Abdala +
<i>Uromastyx</i>	Agamidae	0	0	Wilms <i>et al.</i> (2009) #

<i>Varanus</i> ⁵	Varanidae	0	0	Mendyk y Horn (2011) #
-----------------------------	-----------	---	---	---------------------------

Tabla 4.3. La tabla muestra los registros de asignaciones de prensilidad y arborealidad en los géneros considerados. Se indica la familia a la pertenece cada uno. **PR:** prensilidad (0=ausente; 1=presente). **AR:** Arborealidad (0=ausente; 1=presente). Las asignaciones se basaron en datos de la literatura (#), observaciones personales (+), e inferencias a partir de uso de hábitat y fotografías (°).

Selección preliminar de variables

Las variables más contributivas a las variables sintéticas construidas de los tres sets de análisis de componentes principales se muestran en la Tabla 4.4. Estas variables fueron usadas para correr los modelos de forma-función.

Tabla 4.4

PCA CARPIANO			
Variables originales	Correlación con el PC1	Variables originales	Correlación con el PC2
Ancho del radial	-0.85	Largo del pisiforme	0.61
Largo del ulnar	0.27	Ancho del pisiforme	0.50
Largo del central	0.27	Ancho del ulnar	-0.32
Largo del radial	0.23	Largo del Cd IV	-0.30
Largo del Cd IV	0.15	Ancho del radial	-0.22
Ancho del central	-0.13	Largo del central	-0.21
Largo del Cd V	0.12	Largo del radial	-0.18
Ancho del pisiforme	-0.09	Largo del Cd I	0.12
Largo del Cd II	0.08	Largo del Cd II	-0.11
Ancho del ulnar	-0.07	Largo del Cd V	-0.11

⁵ Si bien se reportó *Varanus beccarii* como un animal prensil, los datos morfolométricos utilizados en este capítulo provienen de *V. niloticus* que no se considera dotado de prensilidad.

Ancho del Cd I	-0.07	Ancho del Cd I	-0.06
Ancho del Cd IV	0.07	Ancho del Cd II	0.06
Ancho del Cd II	-0.02	Largo del Cd III	-0.05
Largo del Cd III	-0.02	Ancho del Cd III	0.04
Ancho del Cd III	-0.02	Ancho del Cd IV	0.04
Largo del pisiforme	0.02	Ancho del Cd V	-0.04
Largo del Cd I	-0.02	Largo del ulnar	-0.03
Ancho del Cd V	-0.01	Ancho del central	0.01
Proporción de la Varianza	0.24		0.14

PCA METACARPIANO

Variables originales	Correlación con el PC1		
Largo del Mc III	-0.54		
Largo del Mc IV	-0.49		
Largo del Mc II	-0.48		
Largo del Mc I	-0.35		
Largo del Mc V	-0.32		
Ancho del Mc IV	-0.06		
Ancho del Mc V	-0.06		
Ancho del Mc III	-0.05		
Ancho del Mc I	-0.05		
Ancho del Mc II	-0.05		
Proporción de la Varianza	0.97		

PCA DIGITAL

Variables originales	Correlación con el PC1	Variables originales	Correlación con el PC2
Largo de la 2° Fg del dedo V	-0.42	Largo de la 1° Fg del dedo III	-0.38
Largo de la 4° Fg del dedo IV	-0.39	Largo de la 1° Fg del dedo I	0.36
Largo de la 3° Fg del dedo III	-0.33	Largo de la 2° Fg del dedo IV	-0.36
Largo de la 3° Fg del dedo IV	-0.30	Largo de la 4° Fg del dedo IV	0.35
Largo de la 1° del dedo IV	-0.29	Largo de la 2° Fg del dedo III	-0.34
Largo de la 1° Fg del dedo V	-0.29	Largo de la 2° Fg del dedo II	0.28
Largo de la 2° Fg del dedo II	-0.26	Largo de la 3° Fg del dedo III	0.25
Largo de la 2° Fg del dedo III	-0.26	Largo de la 3° Fg del dedo IV	-0.24
Largo de la 1° Fg del dedo I	-0.25	Largo de la 1° Fg del dedo IV	-0.24
Largo de la 1° Fg del dedo III	-0.21	Largo de la 1° Fg del dedo V	-0.23
Largo de la 1° Fg del dedo II	-0.16	Largo de la 1° Fg del dedo II	-0.11
Ancho de la 3° Fg del dedo IV	0.07	Ancho de la 1° Fg del dedo I	-0.08
Ancho de la 2° Fg del dedo III	0.07	Largo de la 2° Fg del dedo V	0.08
Ancho de la 1° Fg del dedo IV	0.07	Ancho de la 2° Fg del dedo IV	0.07

Ancho de la 4° Fg del dedo IV	0.06	Ancho de la 3° Fg del dedo IV	0.06
Ancho de la 1° Fg del dedo V	0.06	Ancho de la 1° Fg del dedo IV	0.05
Ancho de la 1° Fg del dedo III	0.06	Ancho de la 4° Fg del dedo IV 4	0.04
Ancho de la 2° Fg del dedo II	0.05	Ancho de la 1° Fg del dedo III	0.04
Ancho de la 3° Fg del dedo III	0.05	Ancho de la 1°Fg del dedo V	0.04
Ancho de la 2° Fg del dedo V	0.04	Ancho de la 1° Fg del dedo II	-0.04
Ancho de la 2° Fg del dedo IV	0.04	Ancho de la 2° Fg del dedo III	0.03
Ancho de la 1° Fg del dedo II	0.04	Ancho de la 3° Fg del dedo III	0.02
Largo de la 2° Fg del dedo IV	-0.03	Ancho de la 2° Fg del dedo V	-0.01
Ancho de la 1° Fg del dedo I	0.03	Ancho de la 2° Fg del dedo II	0.01
Proporción de la Varianza	0.55		0.10

Tabla 4.4. *Loadings* (cargas) ordenadas. Cada valor representa la correlación entre la variable original y la combinación del variables (variables sintéticas = PCs). Los *loadings* fueron ordenados de manera descendente según su valor absoluto. **Mc:** Metacarpal; **Fg:** Falange; **Cd:** Carpal distal.

Modelos Lineales Generalizados: Forma -Función

Se encontraron tres modelos que se ajustan mejor a los datos: uno por cada subconjunto de datos analizados (carpo, metacarpo y dedos). Se retuvieron 6 variables (Fig. 4.1,

Tabla 4.5) en los modelos. El modelo correspondiente al carpo indica que la prensilidad es una consecuencia funcional de un central alargado y un sesamoide palmar alargado próximo-distalmente. El modelo metacarpal indica que la prensilidad es una consecuencia funcional explicada por el ancho del primer metacarpal y el ángulo de divergencia entre los dedos 1 a 5. El modelo digital indica que la prensilidad es una consecuencia funcional de falanges basales alargadas del dedo I y del ancho de la cuarta falange del dedo IV.

Tabla 4.5

A	Modelo Carpal		
	Variable Predictiva	Pendiente	Valor-p
	Ancho del hueso central	-14.165	1.67e-07 (***)
	Longitud del sesamoide palmar	-2.674	3.11e-05 (***)
	Valor AIC: 121.49		
B	Modelo Metacarpal		
	Variable Predictiva	Pendiente	Valor-p
	Ancho del primer metacarpal	-20.1	1.44e-05 (***)
	Ángulo de divergencia entre los metacarpales I y V	0.11	5.91e-07 (***)
	Valor AIC: 104.51		
C	Modelo Digital		
	Variable Predictiva	Pendiente	Valor-p
	Ancho de la cuarta falange del dedo IV	10.3	2.66e-05 (***)
	Longitud de la primera falange del dedo V	7.2	1.14e-11 (***)
	Valor AIC: 100.57		

Tabla 4.5. Coeficientes de los mejores modelos encontrados. Cada cuadro muestra el modelo, los coeficientes para cada variable, su valor-p y el valor de Akaike que permitió escoger dicho modelo entre un número mayor de modelos. **A)** Modelo que mejor ajustó al subconjunto de datos correspondiente al carpo. Se muestra que la prensilidad puede ser considerada como una función del ancho del hueso central y el alto del sesamoide palmar dado que las pendientes de los GLMs son estadísticamente significativas. Adicionalmente, con este modelo se obtuvo el menor valor de AIC entre otros modelos carpianos. **B)** Modelo que mejor ajustó al subconjunto de datos correspondiente al metacarpo. Se muestra que la prensilidad puede considerarse función del ancho del primer metacarpal y en ángulo de divergencia entre los dedos I y V. **C)** Modelo que mejor ajustó al subconjunto de datos correspondiente a los dedos. Se muestra que la prensilidad puede considerarse función del ancho de la cuarta falange del dedo IV y del largo de la falange basal del dedo V.

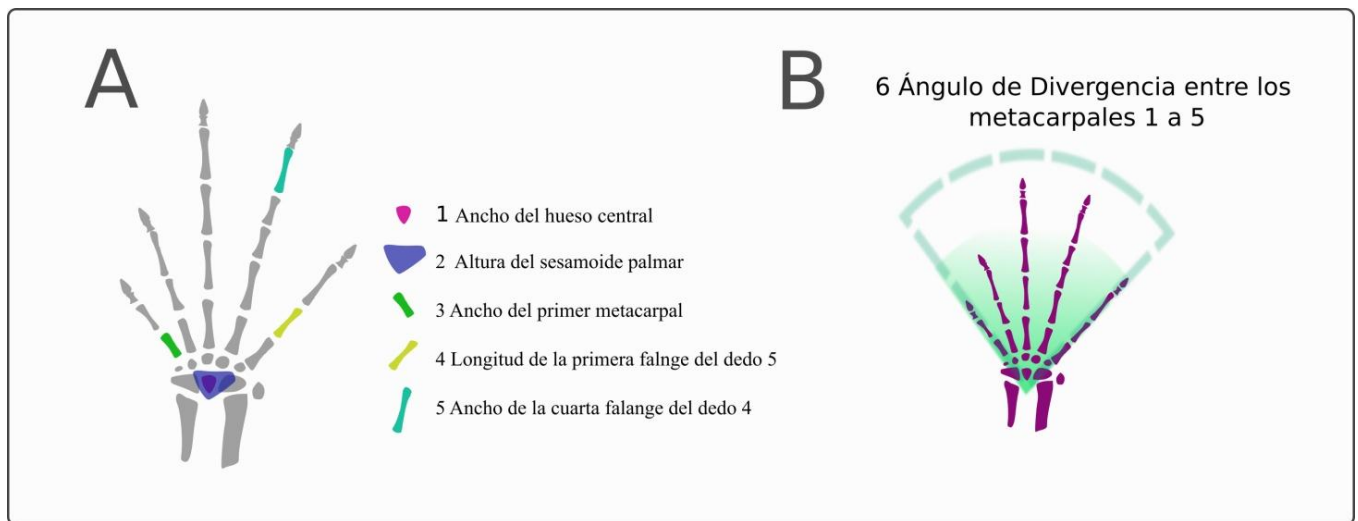


Fig. 4.1: Variables retenidas en los GLMs: El esquema muestra las variables que fueron retenidas por los mejores modelos lineales generalizados en los que la variable respuesta fue la prensilidad. **A:** Medidas de dimensionalidad 1. 1) Ancho del hueso central; 2) Altura del Sesamoide Palmar; 3) Ancho del primer metacarpal; 4) Longitud de la primera falange del dedo V; 5) Ancho de la cuarta falange del dedo IV. Se destacan con color aquellas estructuras de las cuales se midieron estas variables **B:** Variable de dimensionalidad 0: Ángulo de divergencia entre los metacarpales I a V.

Reconstrucción de estados ancestrales

Historia evolutiva del ancho del hueso central (Fig. 4.2). La historia evolutiva de este carácter indica que el estado más parsimonioso para el ancestro común corresponde a valores intermedios. El hueso central más angosto se alcanzó de manera independiente en *Physignathus* sp. y *Tropidurus* sp., seguidos por *Anolis* sp. e *Iguana* sp. Los representantes de Gekkota también presentan hueso central angosto, pero no el más angosto. Gymnophthalmidae y Teiidae muestran como tendencia general valores intermedios a altos para este carácter, incluyendo a *Prionodactylus* sp. quien posee el central más ancho en todo el árbol. Anguimorpha e Iguania muestran una tendencia a un hueso central angosto, con la excepción de *Stenocercus* sp., con un central ancho.

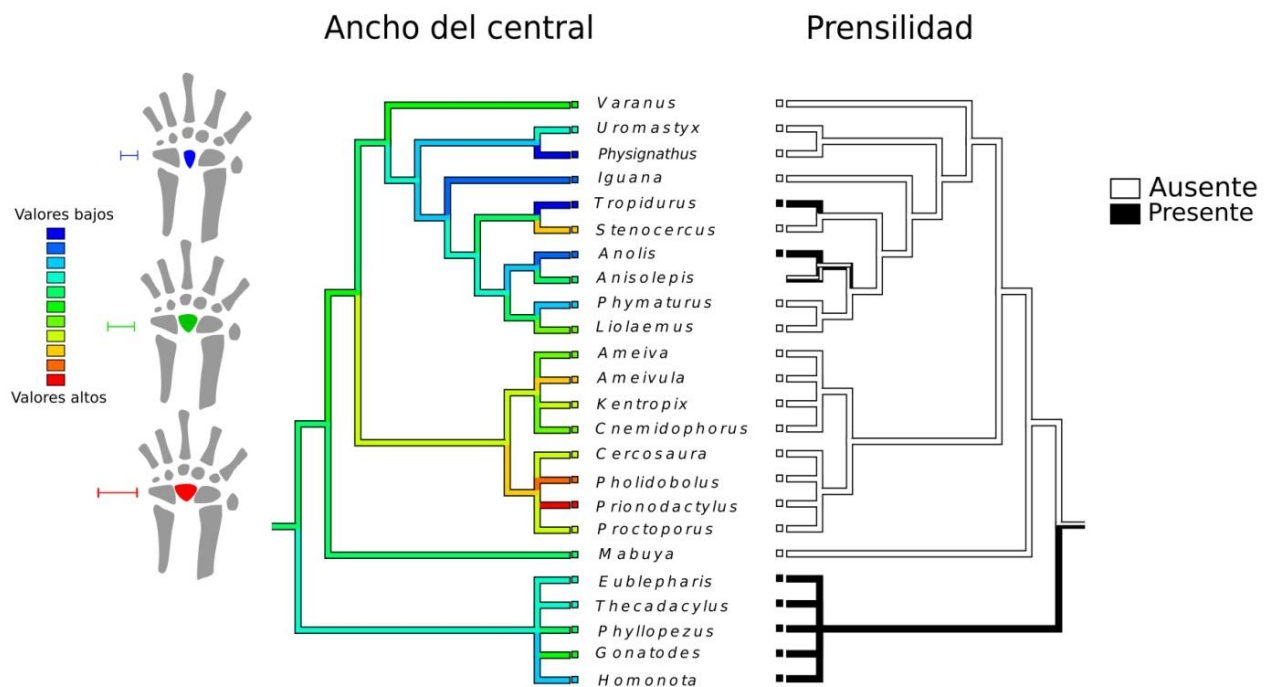


Fig. 4.2. Historia evolutiva del ancho del hueso central en comparación con la historia evolutiva del carácter prensilidad. Árbol izquierdo: historia del carácter ancho del hueso central. El estado más parsimonioso para el ancestro común es un valor intermedio (rango de los verdes). El hueso central más estrecho aparece de forma independiente en *Physignathus* sp. y *Tropidurus* sp. (azul extremo en el gradiente de color), seguido de *Anolis* sp. e *Iguana*

sp. Gekkota también tiende a exhibir huesos centrales estrechos, aunque no los más estrechos. Gymnophthalmidae y Teiidae muestran una tendencia de valores desde intermedios a altos, incluyendo *Prionodactylus* sp. que tiene el hueso central más ancho del árbol filogenético (extremo rojo en el gradiente de color). Anguimorpha e Iguania muestran una tendencia hacia huesos centrales estrechos, con la excepción de *Stenocercus* sp. que tiene un hueso central más ancho. Árbol derecho: historia del carácter habilidad de agarre. El estado más parsimonioso para el ancestro común es ambiguo. Este carácter muestra tres orígenes independientes en el árbol: *Tropidurus* sp., *Anolis* sp. y Gekkota. En este último caso, la prensilidad es una sinapomorfía del grupo.

Historia evolutiva de la Longitud Próximo-distal del Sesamoide Palmar (Fig. 4.3). La historia evolutiva del este carácter indica que el estado ancestral más parsimonioso corresponde a los valores más bajos en la variabilidad de este carácter (rango de los celestes). Sin embargo, los estados más frecuentes en el árbol corresponden a valores intermedios (rango de los verdes). La pérdida del sesamoide es una sinapomorfía de Gekkota. Gymnophthalmidae y Teiidae tienden a tener valores intermedios como Anguimorpha e Iguania, con la notable excepción de *Stenocercus* sp. y *Liolaemus* sp., quienes poseen el sesamoide palmar más grande del árbol.

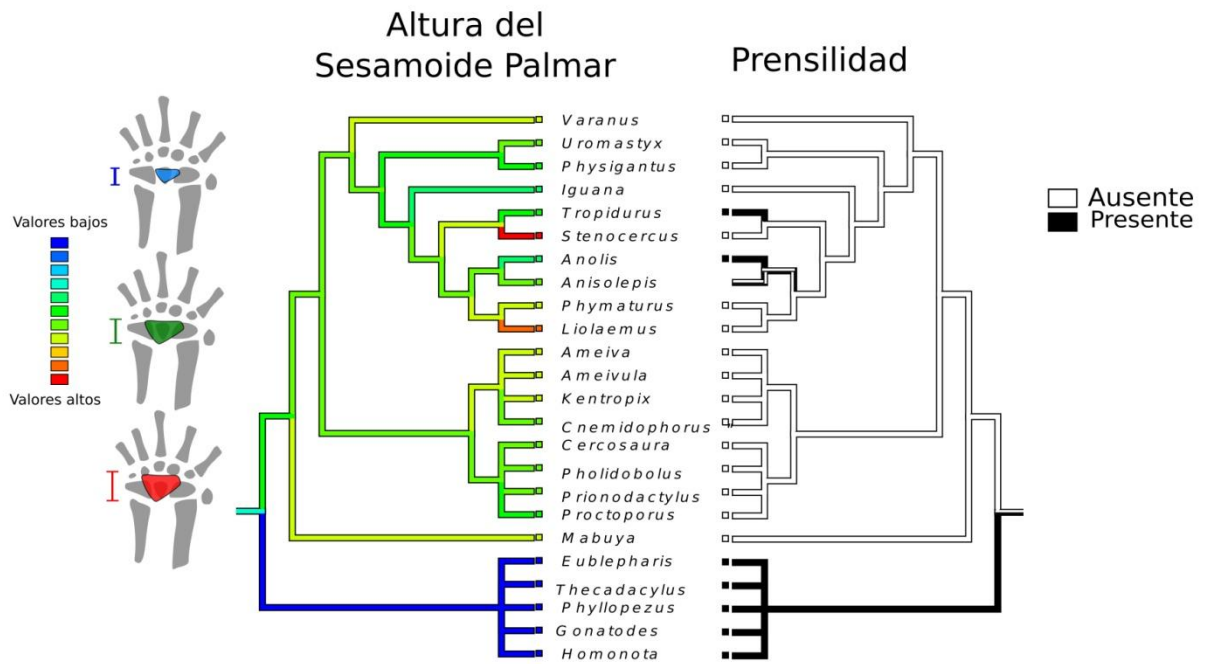


Fig. 4.3. Historia evolutiva de la longitud próximo-distal del sesamoide palmar en comparación con la historia evolutiva del carácter prensilidad. Árbol izquierdo: historia del carácter longitud proximal-distal del sesamoideo palmar. El estado más parsimonioso para el ancestro común es un valor bajo (rango azul), aunque los estados más frecuentes en el árbol son los valores intermedios (rango verde). Gekkota carece de un sesamoide palmar. Gymnophthalmidae y Teiidae tienden a tener valores intermedios, así como Anguimorpha e Iguania, con la notable excepción de *Stenocercus* sp. y *Liolaemus* sp. que poseen el mayor sesamoide palmar (rama roja). Árbol de la derecha: historia del carácter prensilidad.

Historia evolutiva del Ancho del Primer Metacarpal (Fig. 4.4). La historia evolutiva del este carácter indica que el estado ancestral más parsimonioso corresponde a valores intermedios, que es además el rango de valores más frecuente en el árbol (colores verdes). El metacarpal I más angosto, que parece independientemente en *Phyllopezus* sp. y *Anisolepis* sp., es seguido por los de *Anolis* sp., *Gonatodes* sp., y *Pholidobolus* sp. En el clado Gekkota la tendencia es a tener metacarpales I angostos, con la excepción de *Eublepharis* sp., que presenta el mayor valor. Gymnophthalmidae y Teiidae muestran una tendencia hacia metacarpales I con valores intermedios. Anguimorpha e Iguania, muestran a amplio rango en

los valores del ancho del metacarpal I, incluyendo entre sus representantes a géneros con los valores más bajos (*Anisolepis* sp.) y los más altos (*Uromastix* sp. y *Physignathus* sp.).

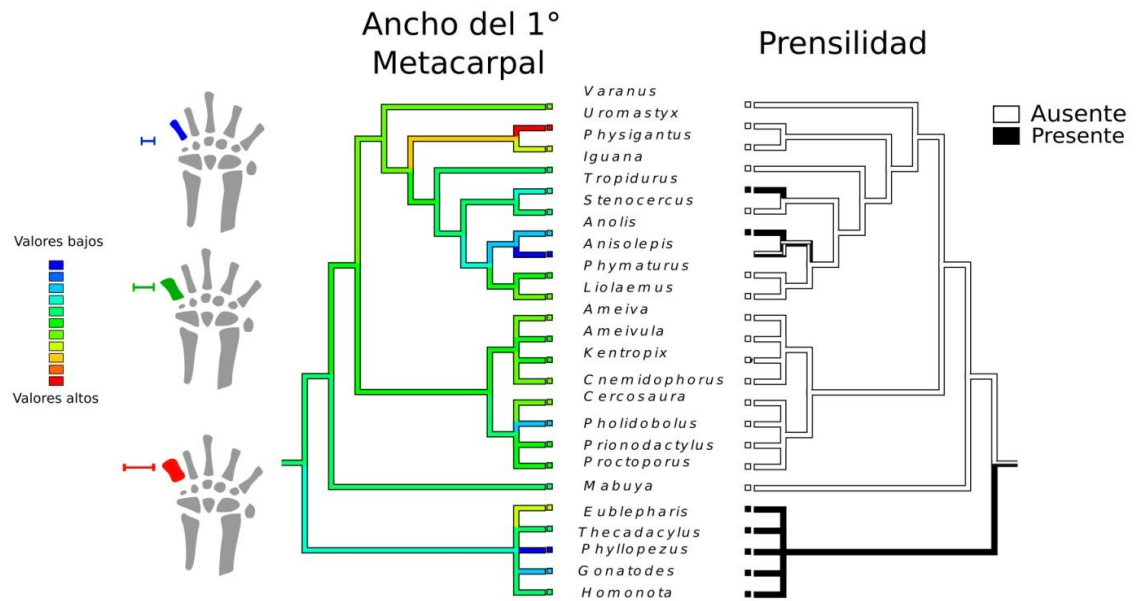


Fig. 4.4. Historial evolutiva del carácter ancho del primer metacarpal en comparación con la historia evolutiva del carácter prensilidad. Árbol izquierdo: historia del carácter del ancho del primer metacarpiano. El estado más parsimonioso para el ancestro común es un valor intermedio, que es también, coincidentemente, el valor más frecuente en el árbol (rango verde). El primer metacarpiano más estrecho aparece de forma independiente en *Phyllopezus* sp. y *Anisolepis* sp. seguidos por *Anolis* sp., *Gonatodes* sp. y *Pholidobolus* sp. Gekkota tiende a presentar los primeros huesos metacarpianos estrechos. Gymnophthalmidae y Teiidae muestran una tendencia hacia primeros metacarpianos con valores de intermedios a anchos. Anguimorpha e Iguania muestran una gama más amplia del ancho de los primeros metacarpianos, incluyendo representantes de los más estrechos (*Anisolepis* sp.) y los más anchos (*Uromastyx* sp. y *Physignathus* sp.). Árbol derecho: historia del carácter prensilidad.

Historia evolutiva del Ángulo de Divergencia entre los Metacarpales I a V (Fig. 4.5). El estado asignado al ancestro común más parsimonioso 84°, pero el estado más frecuentemente encontrado corresponde a valores menores (rango de los azules). El evolución de una mayor divergencia entre los dedos inicia en la rama que da origen al clado Gekkota con un promedio de 100°. Ángulos de 90° aparecen en *Anolis* sp. y en Gekkota y *Physignathus* sp. En Gymnophthalmidae y Teiidae la tendencia general es tener ángulos menores de 70°, incluyendo valores extremos tales como 40° en *Ameivula* sp. y *Cercosaura* sp. En Anguimorpha e Iguania se exhibe un amplio rango de ángulos de divergencia, desde *Stenocercus* sp. con 44° a *Anolis* sp. y *Physignathus* sp., ambos con un ángulo de 97°.

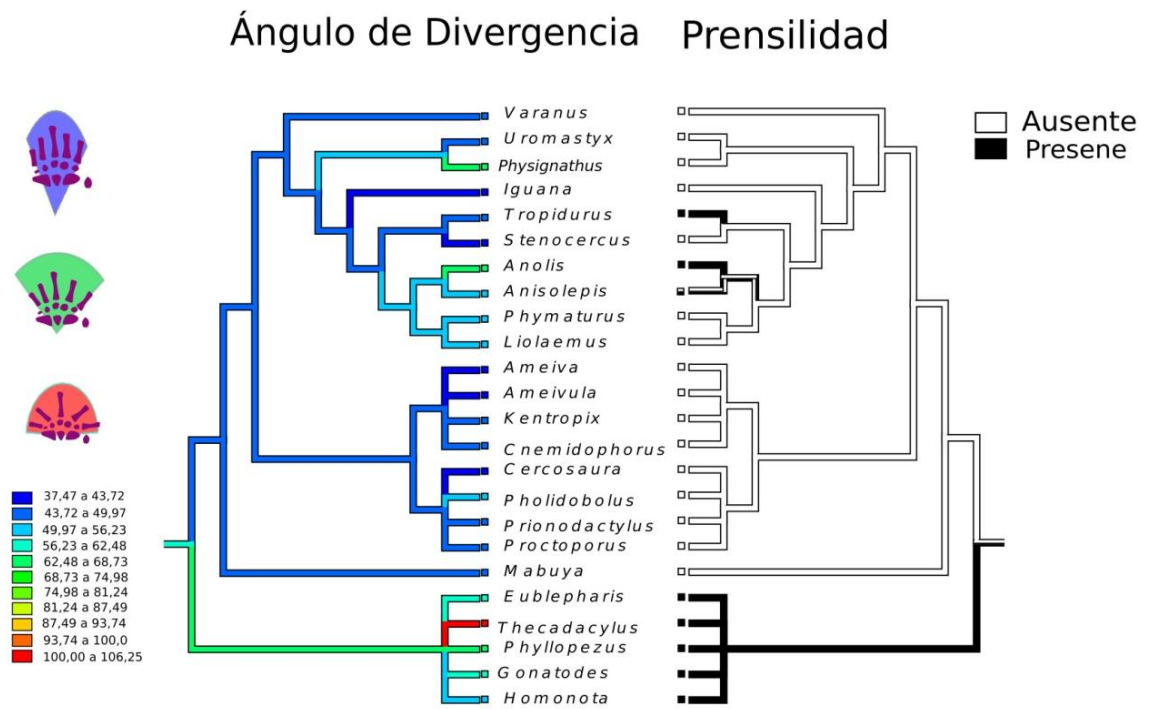


Fig. 4.5. Historia evolutiva del carácter ángulo de divergencia en comparación con la historia del carácter prensilidad. Árbol izquierdo: historia del carácter ángulo de divergencia entre el primer y el quinto metacarpiano. El estado más parsimonioso para el ancestro común es 84°, pero el estado más frecuentemente encontrado corresponde a ángulos inferiores (rango azul). La evolución de un mayor ángulo de divergencia se inició en la rama que dio lugar a Gekkota (promedio 100°). Ángulos mayores a 90° aparecen independientemente en *Anolis* sp., Gekkota y *Physignathus* sp. En Gymnophthalmidae y Teiidae la tendencia general es a tener ángulos menores que 70°, incluyendo valores extremos como 40° en *Ameivula* sp. y *Cercosaura* sp. Anguimorpha e Iguania presentan una gama más amplia de ángulos, desde *Stenocercus* sp. con 44° a *Anolis* sp. y *Physignathus* sp., entre 70° y 81°. Árbol de la derecha: historia del carácter prensilidad.

Historia Evolutiva de la longitud de la primera falange del dedo V (Fig. 4.6). La historia evolutiva del este carácter indica que el estado más parsimonioso para el ancestro común es un valor intermedio, mientras que el estado más frecuentemente encontrado en el árbol corresponde a valores bajos (en rango de los azules). La falange basal del dedo cinco más larga corresponde a *Phyllopezus* sp. y *Gonatodes* sp. Los valores altos de esta variable fueron independientemente adquiridos por *Anolis* sp., y *Tropidurus* sp., mientras que los valores más bajos se adquirieron independientemente por *Uromastyx* sp., *Stenocercus* sp. y *Ameivula* sp. El clado Gekkota exhibe un amplio rango de valores. Gymnophthalmidae y, especialmente, Teiidae, tienden a presentar valores bajos en esta variable, mientras que Anguimorpha e Iguania presentan un amplio rango de valores.

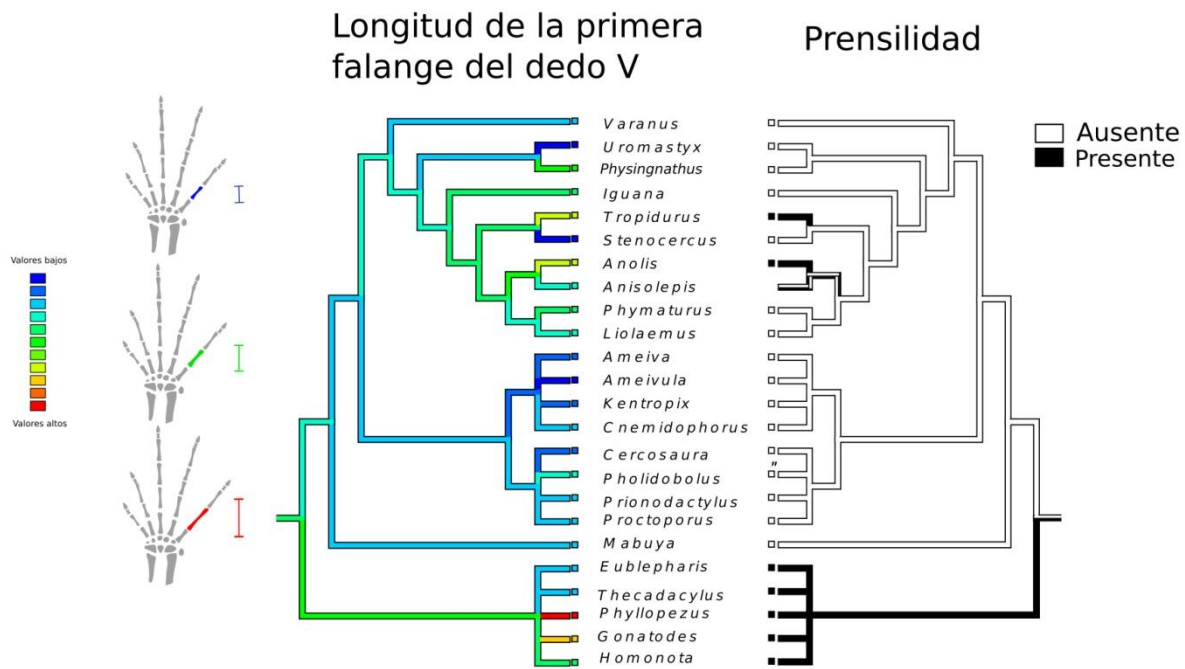


Fig. 4.6. Historia evolutiva de la longitud de la primera falange del dedo V comparada con la evolución de la prensilidad. Árbol de la izquierda, Historia evolutiva de la longitud de la primera falange del dedo V. El estado más parsimonioso para el ancestro común es un valor intermedio, mientras que más frecuentes son valores bajos (rango de los azules). La falange basal más larga corresponde a *Phyllopezus* sp. y *Gonatodes* sp. Valores altos de esta variable fueron independientemente adquiridos por *Anolis* sp. y *Tropidurus* sp., mientras que valores bajos fueron independientemente adquiridos por *Uromastyx* sp., *Stenocercus* sp., y *Ameivula* sp. Gekkota exhibe un amplio rango de valores. Gymnophthalmidae y especialmente Teiidae, tienden a exhibir altos al igual que Anguimorpha e Iguania. Árbol de la derecha, Historia evolutiva de la prensilidad.

Historia Evolutiva del Ancho de la Cuarta Falange del Dedo IV (Fig. 4.7). El estado plesiomórfico y más frecuentemente encontrado en el árbol corresponde a valores intermedios de esta variable (rango de los verdes). La cuarta falange del dedo 4 más ancha se adquirió independientemente en *Ameiva* sp., *Uromastyx* sp., *Ameivula* sp. y *Proctoporus* sp. El adelgazamiento de la cuarta falange comienza en la rama que da origen al clado Gekkota. En este clado *Phyllopezus* sp. y *Thecadactylus* sp. exhiben la máxima expresión de este proceso. Gymnophthalmidae y Teiidae muestran un amplio rango de valores.

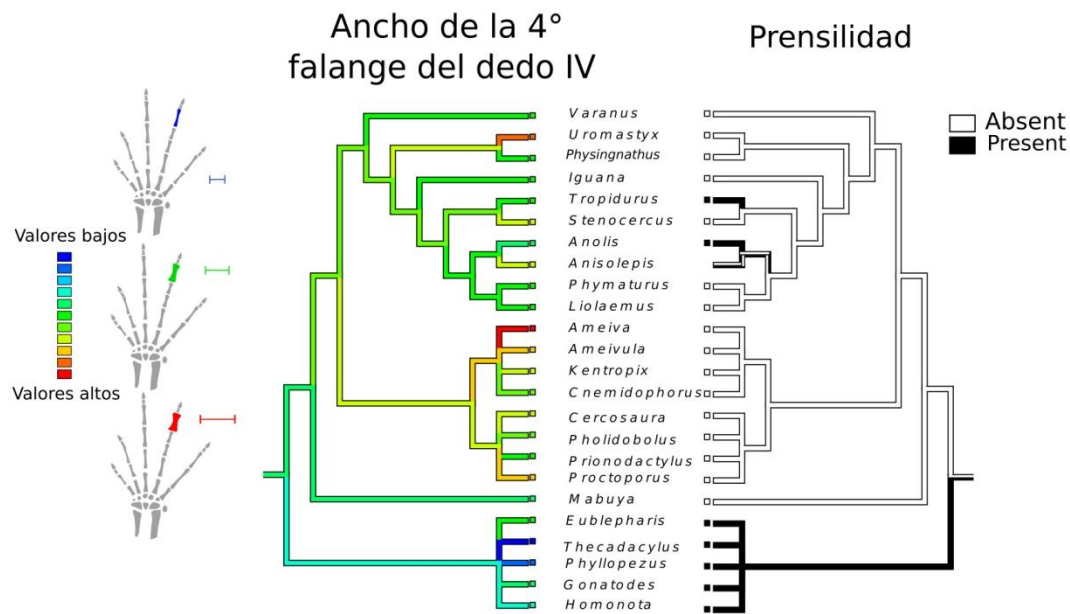


Fig. 4.7. Historia evolutiva del ancho de la cuarta falange del dedo IV comparado con la historia evolutiva de la prensilidad. Árbol de la izquierda, historia evolutiva del ancho de la cuarta falange del dedo IV. El estado plesiomórfico y más frecuentes en el árbol corresponde a valores intermedios (en el rango de los verdes). Las falanges más anchas fueron adquiridas independientemente por *Ameiva* sp., *Uromastix* sp., *Ameivula* sp., y *Proctoporus* sp. En la rama que da origen a Gekkota se observa un adelgazamiento en *Phyllopezus* sp. y *Thecadactylus* sp., exhibiendo la máxima expresión de este proceso. Gymnophthalmidae y Teiidae muestran un amplio rango de valores. Árbol de la derecha, historia evolutiva de la prensilidad.

Historia evolutiva de la arborealidad (Fig. 4.8). El estado ancestral más parsimonioso no pudo ser asignado (es ambiguo). El carácter aparece en dos nodos principales del árbol, uno incluyendo a *Physignathus* sp., *Iguana* sp., *Tropidurus* sp., *Anolis* sp. y *Anisolepis* sp., y otro compuesto por Gekkota.

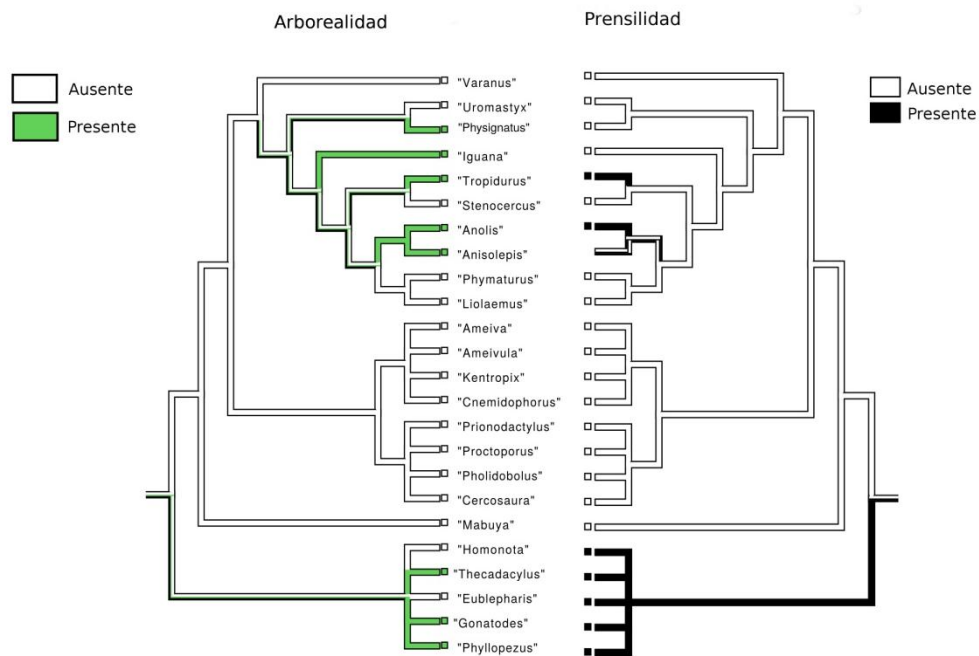


Fig. 4.8. Historia evolutiva de la arborealidad comparada con la historia evolutiva de la prensilidad. Árbol de la izquierda, historia del carácter arborealidad. El estado más parsimonioso para el ancestro común es ambiguo. La arborealidad surgió en dos nodos del árbol. Uno cuyos descendientes son *Physignathus* sp., *Iguana* sp., *Tropidurus* sp., *Anolis* sp., *Anisolepis* sp., y otro cuyos descendientes corresponden al clado Gekkota. No es posible determinar si estos representan orígenes independientes. Árbol de la derecha, historia evolutiva del carácter prensilidad.

Historia evolutiva de la función prensilidad (Figs. 4.2–8). El estado ancestral más parsimonioso no puede inferirse (es ambiguo). Este carácter posee tres orígenes distintos en el árbol: *Tropidurus* sp., *Anolis* sp. y Gekkota. En este último caso, la habilidad para agarrar es una **sinapomorfía** del grupo.

Discusión

En Squamata se registran 12 familias en las que se ha desarrollado prensilidad manual. Esto representa un 41 % de sus familias con miembros desarrollados. A pesar de su elevada frecuencia, esta función ha sido muy poco estudiada en el grupo (Abdala *et al.*, 2009; Sustaita, *et al.*, 2013; Crandell, *et al.*, 2014; Fontanarrosa y Abdala, 2014). Dado el elevado número de géneros y especies de lagartijas descriptos hasta la fecha (Uetz, 2017) y dada la variabilidad ecológica de los Squamata (Vitt y Pianka, 1994; Vitt y Caldwell, 2014), es esperable que el registro de taxa con prensilidad manual en diferentes jerarquías incluyendo de familias y superiores siga en aumento.

La vasta mayoría de estos registros corresponde a casos de prensilidad de potencia con diferentes sub-clasificaciones (ver capítulo 2 y 3). La prensilidad intermedia se reporta solo para la especie *Varanus beccarii* (Mendyk y Horn, 2011). Sin embargo, otros representantes del género como *V. reisingeri*, *V. prasinus*, *V. macraei* y *V. kordensi*, según el reporte de criadores, también tienen comportamientos de extracción de presas asistidos por los miembros anteriores, de manera que es un género en el que sería interesante estudiar más profundamente las habilidades manuales.

Los modelos forma función presentados aquí arrojaron seis variables continuas como asociadas con la prensilidad, dos de ellas pertenecientes al carpo, dos al metacarpo y dos a las falanges. Entre éstas, cinco mostraron tendencias adaptativas una vez que se trazó su historia evolutiva.

La presencia de un hueso central angosto, se interpreta como una convergencia evolutiva que permite la prensilidad. Este hueso es de particular importancia en determinar la articulación entre los huesos carpales. En la mano humana, el hueso capitate (homólogo al carpal distal III, ver Tabla 1.3) ocupa una ubicación central en la muñeca, articulando con los huesos circundantes. Una articulación rígida permite al capitate y al metacarpal III actuar como una columna simple proveyendo estabilidad longitudinal tanto a la muñeca como a la mano entera. El eje de rotación de todos los movimientos de la muñeca pasan a través del capitate (Neumann, 2010). La posición y forma del capitate junto con sus músculos asociados son llamativamente similares al hueso central de lagartijas prensiles (Fig. 4.9). Ambos funcionan como la pieza angular del arco proximal transversal de la mano (Neumann, 2010).

Thorington y Darrow (2000) mostraron que un agrandamiento del hueso central en sciúridos arbóreos reduce la extensión de la articulación entre el hueso escafolunar (radial + intermedio) y el capitate, o entre el escafolunar y el multiangular (carpal distal 2) (ver Tabla 1.3).

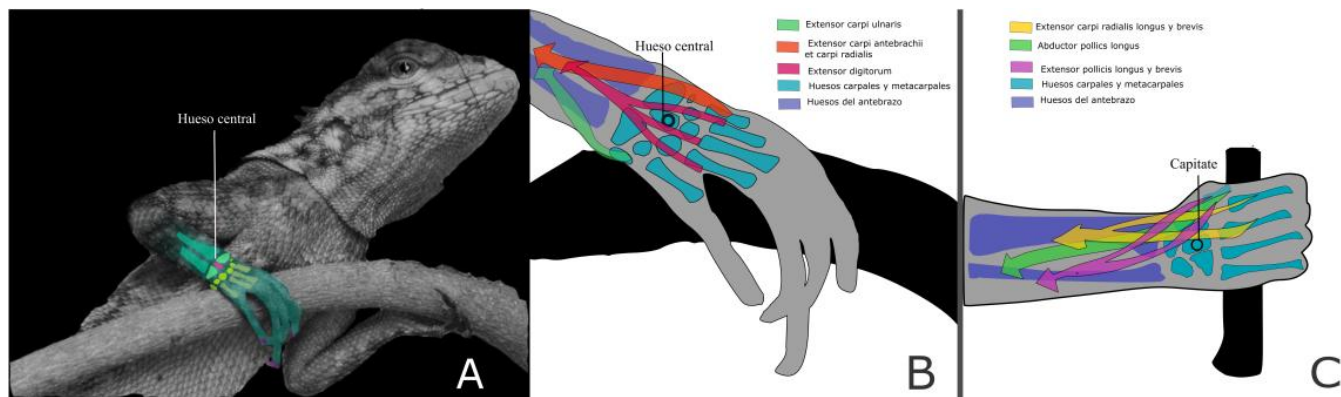


Fig. 4.9. Hueso central como pieza clave en el carpo. **A.** *Plica umbra* agarrando una rama fina. En la mano derecha se observa la primera hendidura interdigital rodeando a la rama. En la mano izquierda, la tercera hendidura interdigital rodea la rama en el agarre. **B.** Detalle de A. Se muestran tres músculos: extensor carpi ulnari (en verde), extensor antebrachii et carpi radialis (naranja) y extensor digitorum longus (rosa). **C.** Esquema de un brazo humano mostrando la relación entre el capitate y los músculos del antebrazo (modificado a partir de Neumann (2010)). Se muestran tres músculos: extensor carpi radialis longus y brevis (amarillo), abductor pollicis longus (verde), extensor pollicis longus y brevis (rosa). El hueso central en las lagartijas prensiles exhibe la misma forma, posición y probablemente el mismo rol mecánico que el capitate en la mano humana. Ambos huesos (central y capitate) probablemente actúan como piezas clave y controlan el eje de rotación.

La historia evolutiva provee evidencias claras sobre la naturaleza convergente de huesos centrales delgados. *Anolis*, un género emblemático de lagartijas de manos prensiles, exhibe un central delgado así como lo hace *Tropidurus*, un género con numerosas especies arborícolas y algunas prensiles como *T. oreadicus* (Vitt y Caldwell, 2012). Notablemente, los géneros *Iguana* y *Physignathus*, ambos arbóreos pero sin habilidad para agarrar, tienen también huesos centrales delgados. Este hecho apoya fuertemente la relación entre la habilidad de trepar y la habilidad de agarrar. Adicionalmente, la mano de los Gekkota tiende a tener un hueso central alargado, aun cuando los representantes incluidos en este análisis puntual es específicamente arbóreo, los geckos tienen una morfología que les permite ocupar

muchos de los micro-hábitats arbóreos incluyendo el nicho de las ramas estrechas. La mayoría de los Teiioidea presentan un hueso central más ancho, característica que parece ser derivada en esta región del cladograma e independientemente adquirido por *Stenocercus* sp.

La presencia de un hueso sesamoide desarrollado en la placa tendinosa flexora de la palma de la mano puede limitar el movimiento de este tendón y mantener la mano plana (Abdala *et al.*, 2009; Sustaita *et al.*, 2013; Fontanarrosa y Abdala, 2014). Los resultados aquí presentados parecen indicar que taxa carentes de prensilidad manual exhiben longitudes intermedias o grandes del sesamoide palmar. La reducción y la ausencia de un sesamoide palmar permitiría un incremento en flexión ya que las características de la placa tendinosa de la palma, en la que el sesamoide palmar se encuentra embebido, juega un rol clave en la flexión de las articulaciones metacarpo-falangeales (Sustaita *et al.*, 2013). La **aducción** de los dígitos en torno a la articulación metacarpo-falangeal genera la oposición entre los dedos y la palma que resulta crucial para el ejercicio de los diversos tipos de prensiones de potencia (ver capítulo 2, Tabla 2.2). El enfrentamiento de partes que ejercen fuerzas opuestas habilitados por la aducción (ver Fig. 2.3 y Fig. 2.4) es crucial para animales que necesitan mantener contacto cercano con el sustrato para maximizar la capacidad adhesiva de las almohadillas digitales, como la mayoría de los geckos, anoles y muchos escincidos (Cartmill, 1985; Autumn *et al.*, 2000, 2002; Autumn y Peattie, 2002; Abdala *et al.*, 2009). Una placa grande en cambio podría interferir con la hiper-extensión necesaria para liberar las almohadillas digitales del sustrato (Russell, 1975; Abdala *et al.*, 2009), dado que el despliegue del sistema adhesivo es activado por un complejo músculo-esquelético (Russell y Oetelaar, 2015). Existe un rango de tamaño de sesamoide palmar que se presenta tanto en lagartijas prensiles como no-prensiles, de manera que este carácter por sí solo no resulta un buen predictor de la prensilidad. Sin embargo, lo es si se considera junto con la condición del hueso central. Un sesamoide palmar grande previene completamente la prensilidad (Abdala *et al.*, 2009; Sustaita *et al.*, 2013; Fontanarrosa y Abdala, 2014) y hace que sea irrelevante el ancho hueso central en este contexto. Un sesamoide palmar reducido, sin embargo, hace que el tamaño del hueso central sea decisivo para esta función manual. Cuando el sesamoide está presente y su tamaño es reducido, se requiere de la presencia de un hueso central muy angosto para habilitar la prensilidad. Se infiere que, dada la presencia del sesamoide palmar, el central debe contrarrestar el efecto que éste ejerce impidiendo la prensilidad. Cuando el sesamoide palmar está ausente, el hueso central puede exhibir un rango de tamaños más amplio dentro de los valores chicos e intermedios, y la mano aún mantiene sus habilidades prensiles.

En el Capítulo 1 se discutió sobre el rol del sesamoide palmar como un refuerzo rígido del túnel carpiano. En este sentido, el sesamoide palmar sería una estructura importante para la protección de las vías de comunicación entre el antebrazo y la mano. La misma estructura parece ejercer una restricción mecánica para los movimientos del carpo en la prensilidad, como se enunció en el párrafo anterior. Dada la condición **plantígrada** generalizada que exhiben las lagartijas (Gavrilov, 1959), en la que el peso del cuerpo recae completamente sobre las plantas de manos y pies, el carpo se ve particularmente comprometido en la locomoción. En este contexto, la presencia de un túnel carpiano reforzado por el sesamoide palmar resulta particularmente importante. Es posible observar que en los taxa con prensilidad evaluados aquí, la condición plantigrada se ve modificada porque al usar la prensilidad para trepar por sustratos no horizontales, el peso del cuerpo va variando sus puntos de apoyo. Así, en lagartijas prensiles en las que, como hemos visto, el sesamoide palmar se encuentra reducido o ausente, podría no haber un compromiso de pérdida de protección de las vías de comunicación antebrazo-mano dado que la presión ejercida sobre las mismas sería menor. En especies prensiles con sesamoide palmar reducido como en *Polychrus* sp., *Anolis* sp. y *Tropidurus* sp. parece existir sin embargo una concavidad en la región carpal, y el ligamento carpal transversal se encuentra presente. Así, tanto con sesamoide grande o reducido, el túnel protege las vías de comunicación entre el **zeugopodio** y el **autopodio**.

Como se mencionó en el Capítulo 1, un sesamoide de gran tamaño como el presente en varias especies de los géneros *Dasypus* (armadillo) y *Notoryctes* (topo marsupial) ha sido asociado a la capacidad de cavar de éstos mamíferos. Se infirió que el sesamoide palmar ayudaría a los dedos a actuar de manera conjunta, como un dedo virtual, impidiendo la disipación de las fuerzas invertidas en cavar (Hildebrand, 1985). La reducción y ausencia de esta pieza representa un aumento en la independencia del movimiento de los dedos y esto a su vez representaría la habilitación para el uso diferencial de distintas prensiones con intervención de distintas hendiduras interdigitales. De hecho Abdala *et al.* (2009) extrajeron quirúrgicamente el sesamoide palmar en *Pogona vitticeps* y observaron que luego de esta intervención el animal fue capaz de flexionar los dedos, movimiento no reportado antes de la intervención.

El tuatara *Sphenodon punctatus* (Rhynchocephalia) presenta un sesamoide palmar muy pequeño (Regnault, 2016a) siendo más pequeño que los sesamoides más pequeños en el rango de variación de los Squamata (más pequeño que el presente en los representantes del

género *Anolis*). Según esta característica sería posible pensar que *Sphenodon* podría ejercer prensilidad como lo hacen tropidúridos, dactiloideos, policrotidos y geckos. La prensilidad no ha sido reportada para este linaje. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que *Sphenodon* tiene un carpo con una configuración muy diferente a la de los Squamata dada la presencia del hueso intermedio de considerable desarrollo (ver Figura 535 en Gauthier *et al.*, 2012; Regnault, 2016a).

Los mayores ángulos de divergencia entre los dedos I y V han sido detectados en geckos, específicamente en aquellos dotados de almohadillas adhesivas como los géneros *Thecadactylus* sp. y *Phyllopezus* sp. (Fig. 4.9, rango de los rojos). Estos taxa particulares presentan ángulos que alcanzaron los 180° (Russell, 1986). Debido a estos ángulos obtusos, los dedos se disponen radialmente en torno a un arco amplio (Russell y Bauer, 1989). Las configuraciones de dedos que emergen radialmente en geckos, han sido asociadas con la necesidad de estos animales de agarrar objetos en una variedad amplia de orientaciones del cuerpo (Russell, 1986). Russell y Oetelaar (2015) infieren que este arco divergente permite variar las orientaciones de los dedos según diversas posturas corporales. El resto de los geckos incluidos en este análisis puntual, presentan ángulos relativamente menores (entre 60° y 90°) lo que podría ser atribuido a la ausencia de almohadillas adhesivas en estos casos. Los ángulos de divergencia relativamente chicos probablemente se relacionan con una simplificación secundaria del sistema adhesivo asociado con la reversión a un estilo de vida terrestre (Johnson *et al.*, 2005; Higham *et al.*, 2014) como ocurre con el género *Homonota* (Gamble *et al.*, 2012).

Entre los representantes de Gekkota aquí considerados, aquellos carentes de laminillas viven o bien en la parte inferior de grandes árboles, o bien en desiertos sin cobertura boscosa (Vanzolini, 1968; Köhler y Vesely, 2011; Recoder *et al.*, 2012; Burgos Gallardo, 2013). De manera contrastante, taxa predominantemente arbóreos como *Anolis* sp. y *Physignathus* sp. exhiben manos con ángulos de divergencia mayores a 90° (Fig. 4.9, rango de los verdes). La mayoría de los *Anolis* exploran los nichos de ramas finas asistidos por sus manos prensiles (Crandell *et al.*, 2014) mientras que *Physignathus* utiliza sus garras para sujetarse por un mecanismo denominado prensilidad de bloqueo-desbloqueo (*interlocking grasping*) (Cartmill, 1985; Biewener, 2003; Tulli *et al.*, 2009). Ambas estrategias, la prensilidad y la prensilidad de bloqueo-desbloqueo, serían mejoradas por ángulos de divergencia amplios entre los dedos ya que permiten a la palma extenderse ampliamente y establecer puntos de contactos más distantes con la superficie, esto a su vez generaría una sujeción más segura y

versátil en la locomoción sobre ramas. De esta manera, ángulos amplios de divergencia, no resultan exclusivos de las manos prensiles.

Los ángulos de divergencia entre dedos se traducen directamente en los atributos que tendrán las hendiduras interdigitales, lo que a su vez parece tener consecuencias funcionales. Las ramas finas de las que una lagartija prensil se agarra, pueden ser alojadas en la hendidura interdigital de conjuntos de dígitos que se disponen en oposición (Cartmill, 1985; Abdala *et al.*, 2014, ver Fig. 2.6). El gran ángulo de divergencia presente en la mano de geckos podría permitirles el uso de sus 4 hendiduras interdigitales (Figs. 3.1 y 3.4), haciendo que su mano se comporte como un dispositivo muy efectivo para agarrar objetos, como se ha mostrado para caso de lagartijas del género *Anolis* (Capítulo 3). Como se mencionó previamente, la divergencia del dedo I ha brindado a diversos linajes de mamíferos la posibilidad de incrementar sus habilidades manuales (en humanos particularmente y en primates en general: Napier, 1956, entre otros.; Musarañas: Sargis, 2001; panda gigante y panda rojo: Endo *et al.*, 2001 y Morales *et al.*, 2006). Un ángulo amplio (30° – 40°) de divergencia entre el dedo 1 y el resto de los dedos de la mano, ha sido también considerado como una característica diagnóstica para la arborealidad (Gould, 1977; Endo *et al.*, 2001; Sheil y Alamillo, 2005; Salesa *et al.*, 2006; Manzano *et al.*, 2008; Pouydebat *et al.*, 2008, 2009, 2011; Fröbisch y Reisz, 2009). En las manos de lagartijas, sin embargo, se observa que el dedo más divergente es el dedo 5. Este patrón se mantiene incluso en aquellos linajes que reportan habilidades manuales desarrolladas (ver capítulo 1). Esto podría interpretarse como una especialización post-axial, patrón que no responde a la tendencia generalizada en Tetrapoda.

Típicamente, la longitud relativa de los elementos esqueléticos del miembro se asocia a diferencias en las habilidades locomotoras (Lemelin y Schmitt, 1998; Patel, 2010; Kirk *et al.*, 2008; Almécija *et al.*, 2015). Metapodiales más largos se han asociado con locomoción terrestre en animales cursoriales (Patel, 2010), mientras que Fröbisch y Reisz (2009) proponen que el metapodial I robusto del sinápsido pérmico *Suminia* es un indicador de arborealidad. Siguiendo la misma lógica, Martill *et al.* (2016) sugieren que la serpiente cretácica recientemente descubierta, *Tetrapodophys amplexus* habría tenido manos prensiles. Estos autores se basan en la presencia de metapodiales cortos y falanges pre-ungueales muy elongadas. En el marco de esta tesis se muestra que el metacarpal I y la cuarta falange del dedo 4 tienden a ser más angostos en especies con prensilidad manual, sin embargo la longitud de los huesos metapodiales no son recuperadas en el mejor de los modelos forma-función correspondiente a metacarpo. Algunas características morfométricas presentes en las

manos de lagartijas prensiles exhiben más semejanzas con algunos mamíferos cursoriales que con taxa arbóreos (Patel, 2010), según lo descrito por Fröbisch y Reisz (2009).

La reconstrucción de estados ancestrales muestra que las falanges más largas aparecen de manera independiente en taxa con prensilidad. Esto refuerza la conjetura de su ventaja adaptativa en lagartijas arbóreas. Falanges elongadas también han sido asociadas a la habilidad de trepar en muchos tetrápodos (Arnold, 1998; Fröbisch y Reisz, 2009). Otros autores han mostrado que falanges proximales más largas y que dedos largos en general (en relación a la longitud de los metacarpales) son rasgos que permiten a los primates agarrar sustratos arbóreos de pequeño diámetro (Pouydebat *et al.*, 2014).

Prensilidad y Arborealidad

La explotación de nichos en ramas estrechas ha sido típicamente asociada al origen de la prensilidad (Sussman, 1991; Abdala *et al.*, 2009; Fabre *et al.*, 2013; Sustaita *et al.*, 2013). Los datos que aquí se presentan muestran que las lagartijas arbóreas exhiben falanges preungueales largas, una característica que ya había sido encontrada en otros linajes arbóreos dentro de Tetrapoda. Estos resultados permiten inferir que algunos rasgos morfológicos ligados a la prensilidad fueron adquiridos en la historia evolutiva a través de una estrategia adaptativa común: la elongación de los huesos largos (Gould, 1977; Fröbisch y Reisz, 2009; Wallace, 2010). Esto tiene mayor sentido si se considera que aumentar la longitud de los dedos mediante un aumento del número de falanges presenta fuertes restricciones en tetrápodos (Fedak y Hall, 2004, ver capítulo 1).

Stenocercus presentó una combinación de características con tendencia a la robustez: cuarta falange del dedo 4 corta, primera falange del dedo cinco corta y un sesamoide palmar muy desarrollado, todas éstas asociadas con un modo locomotor terrestre (Cartmill, 1985; Suárez Cortés, 2011; Perez Daza y Castillo Morales, 2011). Contrariamente, *Physignathus* tiende a ser particularmente esbelto si se lo compara con muchos de los representantes de su familia (Agamidae) que son formas en general robustas (Honda *et al.*, 2000). Específicamente, *Physignathus* exhibe falanges comparativamente más largas, el central más angosto, una falange basal del dedo cinco más larga y un primer metacarpal más angosto que sus parientes entre los Agamidae considerados. Este conjunto de características particulares observado en *Physignathus*, han sido adquiridos de manera independiente por *Iguana*, rasgos que estarían fuertemente asociados a la escansorialidad presentes en ambos taxa.

En esta tesis se muestra que un, al trazar la historia evolutiva de la prensilidad y la arborealidad en Squamata la prensilidad resultó anidada en la arborealidad. Esto apoya la hipótesis sobre un origen de la prensilidad anidado en la arborealidad, como también se detectara previamente en otros linajes tetrápodos (Sussman, 1991; Fabre *et al.*, 2013; Sustaita *et al.*, 2013). La manifestación de la prensilidad manual como una respuesta a presiones selectivas asociadas a la locomoción en el contexto del eco-espacio de las ramas finas podría haber habilitado otros roles biológicos como la manipulación de presas y la asistencia a en la cópula (Manzano *et al.*, 2008; Pouydebat *et al.*, 2014).

Estrategias morfológicas de la mano prensil

Los resultados aquí presentados indican que la mano prensil en lagartijas puede ser desarrollada por manos correspondientes a, por lo menos, dos tipos diferentes de combinaciones de características óseas. La primera combinación implica un hueso central muy elongado, un sesamoide palmar reducido, un metacarpal V y falanges esbeltas. Un ejemplo de este tipo de morfología es la exhibida por *Anolis* sp. y *Tropidurus* sp. La segunda combinación se compone de un central alargado, falta de sesamoide palmar, metacarpal V y falanges esbeltas, tal como la morfología exhibida por geckos. Parece existir una continuidad morfológica a partir de la cual la función prensilidad emerge.

CAPÍTULO 5

La mano de una Lagartija Fósil Preservada en Ámbar por 100 Millones de Años

Consideraciones iniciales

Las base de datos morfométricas, como así también aspectos cualitativos basados en animales vivientes representan una de las herramientas clave a la hora de establecer inferencias sobre fósiles (Vizcaíno *et al.*, 2016). Producto de esta Tesis se generó una base de datos valiosa para tal fin (Apéndice 1). Consecuentemente se consideró relevante extender el potencial de estos datos y aplicarlos al estudio de un ejemplar fósil cuya preservación se limita únicamente a una mano.

Resumen

El origen de Gekkota, el clado que contiene a geckos y pigopódidos, se propone, habría ocurrido en el Cretácico Temprano. Los registros fósiles más antiguos para este grupo están representados principalmente por elementos del esqueleto axial. La relativamente escasa información paleontológica de los miembros se ve reflejada en las muy reducidas interpretaciones sobre el origen de los hábitos escansoriales. Luego de su incierto origen, la escansorialidad evolucionó generando un patrón de amplia distribución en el clado, sumado a una gran diversidad ecomorfológica. En este trabajo se presenta la mano de un Squamata fósil preservada en ámbar (MCZ R-19083). La mano exhibe todos los huesos del carpo, metacarpo y dígitos. Adicionalmente contiene restos de estructuras escansoriales como la impresión de almohadillas adhesivas subdigitales y presuntos elementos parafalangeales. Así, este fósil documenta la presencia temprana de estas estructuras altamente especializadas hace al menos 100 millones de años atrás. En este trabajo se analiza en detalle la mano teniendo en cuenta aspectos anatómicos cualitativos como así también evaluamos las afinidades biométricas de MCZ R-190835 respecto a Squamata actuales aplicando un análisis discriminante (LDA) basado en un total de 52 variables osteológicas de la mano. La muestra incluyó miembros de 15 familias actuales de Squamata (Agamidae, Dactyloidae, Diplodactylidae, Eublepharidae, Gekkonidae, Gymnophthalmidae, Iguanidae, Leiosauridae, Liolaemidae, Phyllodactylidae, Polychrotidae, Scincidae, Sphaerodactylidae, Teiidae y Tropiduridae). El LDA predice la ubicación de MCZ R-190835 en una zona del morfoespacio en donde algunos Gekkota se anidan entre los Scincomorpha mostrando una superposición parcial de estos linajes. Sin embargo, rasgos cualitativos en los resultados aquí presentados muestran afinidades de MCZ R-190835 con el clado Gekkota. Podemos mencionar entre éstos la dilatación distal de algunas falanges y la presencia de elementos parafalangeales que son exclusivos de unas pocas especies de geckos de las familias Gekkonidae y Phyllodactylidae. Esta ambigüedad en la asignación de ésta mano fósil resulta particularmente interesante dado que tanto escincidos (Scincomorpha) y geckos desarrollaron convergentemente escansorialidad basado en almohadillas adhesivas e incluso se ha propuesto en el pasado, que ambos grupos serían grupos hermanos.

Introducción

Las faunas fósiles preservadas en **ámbar** son particularmente interesantes debido a que brindan información de gran calidad sobre los organismos incluidos en este mineral. Dada su **tafonomía**, las inclusiones en ámbar se caracterizan por una preservación excepcional que permite estudios detallados a nivel de tisular, ultraestructural y celular e incluso se pudo aislar ADN de algunas muestras (Poinar y Hess, 1982; Poinar *et al.*, 1996; Koller *et al.*, 2005).

Recientemente, Daza *et al.*, (2016) reportaron una serie de lagartijas incluidas en ámbar del Cretácico Medio. Su extraordinario grado de preservación mantuvo características que permitieron que varias de éstas sean asignadas a clados, alcanzándose en algunos casos una resolución a nivel de familia. Entre estos fósiles, se presentó al ejemplar MCZ R-190835, proveniente de afloramientos del Cretácico Medio de la provincia de Kachin, en el norte de Myanmar (Asia), alojado en el “Museum of Comparative Zoology, Harvard”. Este ejemplar, correspondiente a una única mano, fue asignado al clado Gekkota por Daza *et al.* (2016). La mano preserva las terminaciones distales de radio y ulna, todos los elementos carpales, metacarpales y a todas las falanges.

El registro fósil de vertebrados está fuertemente sesgado hacia los elementos cráneo-dentarios, siendo los elementos **post-craneales** subestimados en la colecta, probablemente debido a que pueden ser más difíciles de identificar cuando se encuentran piezas aisladas y a que se ha considerado históricamente que el post-cráneo ofrece menos información que el cráneo (Rubidge, 2013). Así, existe relativamente poca información sobre el origen y evolución de los miembros. Esto es más frecuente en vertebrados de pequeño tamaño. La mano preservada en ámbar (MCZ R-190835) representa un caso excepcional que permite la exploración de aspectos ecológicos asociados a la morfología del autopodio anterior.

El clado Gekkota ha sido recientemente interpretado como el grupo hermano de los demás Squamata (Wiens *et al.*, 2012; Reeder *et al.*, 2015). Con más de 1700 especies actuales, representa uno de los linajes de vertebrados terrestres con mayor número de especies y amplitud en la distribución geográfica (Gamble *et al.*, 2012). Se considera que este clado se originó entre el Jurásico Tardío y el Cretácico Temprano (Daza *et al.*, 2014). El clado Gekkota está pobremente representado en el registro fósil pre-cuaternario, de manera

que su historia evolutiva ha sido reconstruida principalmente en base a las características de sus representantes actuales (Estes, 1983; Augé, 2005). De manera excepcional, algunos especímenes encontrados recientemente datados para el Mesozoico han sido clasificados como geckos. Estos incluyen materiales del Cretácico de Myanmar, Mongolia y el Oeste de Siberia (Daza *et al.*, 2014). Entre estos fósiles *Cretaceogekko burmae* es un taxón particularmente relevante al indagar sobre las habilidades para trepar y la ecología de nichos arbóreos en este grupo. Este fósil, preservado en ámbar, preserva únicamente tegumento de parte de la cola y de la pata trasera izquierda en el que se distinguen con claridad las escamas que conforman cada sección. La pata de *Cretaceogekko burmae* exhibe laminillas adhesiva subdigitales especializadas similares a los encontrados en geckos actuales (Arnold y Poinar, 2008). La evidencia morfológica provista por *Cretaceogekko burmae* se base exclusivamente en características de la anatomía externa al no contar con la preservación de características esqueléticas. El espécimen (MCZ R-190835), en cambio, revela aspectos importantes sobre la anatomía interna de otra lagartija cretácica escansorial.

El acceso al eco-espacio arbóreo requiere de habilidades para trepar en aquellos tetrápodos no voladores. Entre las estructuras que permiten trepar se incluyen las almohadillas adhesivas subdigitales, que se han desarrollado muchas veces entre los Squamata escansoriales: una vez en Dactyloidae, una vez en Scincidae (*Prasinohaema* spp. y *Lipinia* spp.) y más notablemente en geckos en donde se postula que se han originado independientemente al menos 11 veces (Williams y Peterson, 1982; Gamble *et al.*, 2012; Higham *et al.*, 2015; Zhuang y Higham, 2016). Excepto en dos especies de *Prasinohaema* y todas las especies del género *Lipinia* (Williams y Peterson, 1982), los mecanismos que subyacen a estas estructuras dependen del fenómeno de adhesión en seco en el que participan millones de setas microscópicas que establecen relación de fricción y fuerzas intermoleculares de van der Waals con las superficies de los sustratos a las que los animales se adhieren (Cartmill, 1985; Russell, 2002). El control preciso de la cinemática de las setas en los procesos de adhesión y separación (*attachment* y *dettachment*) se realiza a través de redes músculo-esqueléticas complejas que, en algunos casos, incluyen elementos parafalangeales (ver capítulo 1: Tabla 1.8) (Russell y Bauer, 1988; Russell, 2002).

Los elementos parafalangeales parecen jugar un rol clave en la fijación de la almohadilla adhesiva sobre el sustrato, y han sido reportados en asociación a comportamientos cavadores, trepadores y prensiles (Russell y Bauer, 1988). Sin embargo, los elementos parafalangeales y el sistema subdigital adhesivos no siempre co-ocurren. Por un

lado, estas estructuras no están siempre presentes en aquellos taxa que presentan almohadillas adhesivas, como el caso de *Naultinus* sp. Y *Tarentola* sp. (Russell y Bauer, 1988; Gamble *et al.*, 2012), y por el otro lado, elementos parafalangeales ocurren en taxa carentes de almohadillas adhesivas como el caso de *Homonota* (Capítulo 1).

La disponibilidad de la matriz morfométrica generada en esta tesis (ver materiales y métodos del Capítulo 4 y Apéndice 1), sumada los enfoques cualitativos también aquí presentados, representan una base neontológica particularmente útil para abordar el estudio de ejemplares fósiles. Esto es de particular relevancia dado que en MCZ R-190835, la única fuente de información es una mano y dada la escasez de registros fósiles mesozoicos para el clado Squamata. En este capítulo se presenta un análisis de la mano preservada en ámbar del presunto Gekkota MCZ R-190835 en el que se evalúan, conjuntamente, rasgos anatómicos cualitativos y aspectos biométricos.

Materiales y métodos

Se consideraron diversas fuentes de evidencia que pudieran indicar afinidades cuantitativas y cualitativas entre el espécimen fósil y los Squamata actuales considerados en esta Tesis.

El acceso al material fósil se obtuvo por gentileza del Dr. James Hanken, Director del Museo de Zoología Compara de Harvard, institución que aloja al espécimen MCZ R-190835. Se accedió a una reconstrucción 3D de tal espécimen proveniente de afloramientos del Cretácicos Medio de la provincia de Kachin, en el norte de Myanmar (Asia). La reconstrucción se realizó usando un tomógrafo de rayos x tridimensional de alta resolución. Un sistema GE E phoenix v|tome|x s240 que posee un blanco (*target*) de molibdeno y con modificaciones de la corriente y el voltaje para maximizar el rango de densidades registradas para recoger los datos. Se realizó una **renderización** 3D y se llevó a cabo el proceso de segmentación con la asistencia del programa VGStudio MAX versión 2.2 (*Volume GraphicsGmbH*) y Avizo Lite 9.0.0 (*Visualization Sciences Group*). Como resultado se obtuvo un video con imagen tridimensional que fue utilizado como la fuente de los datos morfológicos de la mano. En base a estas imágenes se realizó una descripción de la anatomía general del fósil y se tomaron las medidas morfométricas de aquellas variables consideradas en la matriz principal de de esta tesis (ver Capítulo 1: Materiales y Métodos).

Se la matriz morfológica principal utilizada en esta tesis que contó con 52 variables de la mano y 428 especímenes. La muestra usada en esta instancia incluyó 69 géneros y 16 familias (5 familias pertenecientes a Gekkota; 7 familias pertenecientes a Iguania y 4 familias pertenecientes a Scincomorpha). El espécimen fósil fue medido e incluido en la matriz con identificación taxonómica incierta.

Adicionalmente se realizó una breve exploración cualitativa sobre las morfologías de garras presentes entre Scincomorpha y Gekkota con el fin de obtener una fuente extra de información para dilucidar las afinidades del espécimen fósil.

Con el fin de indagar sobre las afinidades morfométricas de la mano fósil en el contexto de la muestra de lagartijas actuales, se desarrolló un análisis linear discriminante (LDA). Este método es usado para encontrar combinaciones lineales de las variables (que se consideran predictoras) tales que maximicen la separación entre dos o más clases dentro del

conjunto de datos. Al mismo tiempo, el método, minimiza la variación dentro de cada clase. En este caso se usó la membrecía a grupos taxonómicos como criterio de clasificación. El método requiere conocer *a priori* la membrecía de los objetos de estudio (individuos, especies) a una clase (clado). A partir de una un conjunto de datos cuyos objetos son de clase conocida se busca la combinación lineal de variables (función discriminante) que explique mejor las diferencias entre clases. Una vez construidas las funciones discriminantes es posible utilizarlas para predecir a qué clase pertenece un objeto de clase desconocida. Para esto se aplica la función discriminante, previamente construida, sobre las medidas de un espécimen en particular que lo asignará a una clase dada. La precisión de la función discriminante construida puede evaluarse mediante un proceso de validación. En este caso para validar la función discriminante se ha predicho la pertenencia a clases en especímenes cuyas clases sí son conocidas. Para este proceso se omite la información de pertenencia a clase y se proyectan los especímenes de validación sobre el morfoespacio (construido por el mismo análisis). En los casos en que las muestras de validación correspondieron a su propia clase taxonómica se consideró a la función discriminante lo suficientemente rigurosa en su habilidad de predicción. Para hacer al proceso de validación más preciso, los especímenes de validación utilizados fueron tanto miembros como no-miembros de cada clase taxonómica (siempre que fue posible). Por ejemplo en el LDA desarrollado con datos de Gekkota, se usaron especímenes de validación de dentro y fuera del clado Gekkota.

En una etapa inicial del análisis, los especímenes fueron clasificados en tres grandes clados de Squamata (Gekkota, Scincomorpha e Iguania). En una segunda etapa, y teniendo en cuenta los resultados de la etapa inicial, se desarrolló un LDA en el que se incluyó únicamente las clases Gekkota y Scincomorpha. En una tercera etapa, considerando que el análisis cualitativo mostró presuntos elementos parafalangeales y teniendo en cuenta que éstos fueron reportados únicamente dentro de Gekkota, se desarrolló un LDA más enfocado dentro de este clado considerando cinco de sus familias como las clases (Gekkonidae, Sphaerodactylidae, Diplodactylidae, Eublepharidae y Phyllodactylidae).

En los análisis correspondientes a cada una de las etapas se aplicó la función o funciones discriminantes construidas a las medidas correspondientes al espécimen fósil. De esta manera se calculó el valor que este ejemplar toma en el nuevo espacio (morfoespacio) que el LDA construye (su *score*). Con este valor se proyectó (es decir se graficó en el morfoespacio) a dicho espécimen.

En las tres etapas descriptas anteriormente, las variables originales utilizadas para la construcción de las funciones discriminantes correspondieron a variables de las regiones metacarpal y digital, pero excluyeron las variables carpales. Este conjunto de variables fue así seleccionado dado que en la mano fósil (MCZ R-190835) la región carpiana no tiene buena preservación (ver más abajo). Sin embargo, adicionalmente, se desarrolló un LDA alternativo basado en el subconjunto de miembros de Gekkota teniendo en cuenta las variables de todas las regiones de la mano (es decir, incluyendo a las carpianas). Esto se hizo con el fin de indagar sobre la relevancia de las variables carpianas y la capacidad de un LDA de distinguir entre clases (esto es: la capacidad de un LDA de minimizar las diferencias entre los miembros de una familia y maximizar la diferencia entre miembros de familias distintas). Este análisis no permitió proyectar el espécimen fósil al morfoespacio construido dado que este análisis no opera con data faltantes (y el fósil carece de mediciones fiables en la región carpiana).

El resultado de los LDAs desarrollados se expresaron como gráficos de puntos de una o dos dimensiones. Adicionalmente se incluye una tabla de *scores* que incluye los valores numéricos de cada espécimen calculado con la función discriminante construida. Los *scores* representan la posición de cada espécimen en el espacio sintético construido. En la tabla de *scores* se pueden visualizar similitudes entre el espécimen fósil respecto a cada espécimen de la matriz.

Todos los análisis de ésta sección fueron implementados en el ambiente estadístico R (R Development Core Team, 2011).

Resultados

Descripción anatómica de MCZ R-190835 (*Fig. 5.1 y Fig. 5.2*)

El espécimen MCZ R-190835 corresponde a una mano derecha que preserva todos los elementos carpales, metacarpales y falangeales junto con las terminaciones distales del radio y ulna. La presencia de impresiones de piel en el ámbar indican la presencia de almohadillas adhesivas subdigitales en los dedos II, III y IV (*Fig. 5.1*).

Carpó. La región carpiana está cubierta por una lámina de tejido que oculta la delimitación precisa de cada hueso. Sin embargo, aún con límites difusos es posible reconocer la presencia de las nueve piezas carpianas correspondientes a un Squamata típico. En esta región hay tres estructuras ambiguas que generan conflictos en su identificación (*Fig. 5.2.B*):

1) *Pieza conflictiva 1.* Presunto hueso pisiforme. Esta pieza contacta con el ulnar. Está situado en un plano relativamente más ventral si se lo compara con los demás elementos carpianos. Es proporcionalmente mucho mayor al pisiforme de las especies actuales de Squamata. Por esta razón a esta pieza podría interpretársela alternativamente como la epífisis distal de la ulna. Para esto habría que asumir que la ulna sufrió un leve desplazamiento.

2) *Pieza conflictiva 2.* Presunto hueso intermedio. En la región proximal del carpo existe una estructura que podría ser interpretada como un intermedio teniendo en cuenta su posición. De hecho así lo interpretaron Daza *et al.* (2016). Sin embargo no es posible visualizar la forma de esta pieza por problemas de preservación, de manera que no se pueden hacer identificaciones precisas. Adicionalmente no está claro que el hueso intermedio sea un hueso presente en Squamata.

3) *Pieza conflictiva 3.* Proceso radial. Existe una estructura que podría ser interpretada como el proceso radial (*Fig. 1.2*) pero que alternativamente podría identificarse como el carpal distal I como interpretaron Daza *et al.* (2016). Entre la proyección ventral del presunto proceso radial y el presunto pisiforme parece conformarse la estructura ósea del canal carpiano (*Fig. 5.3*).

Metacarpo. Los metacarpales I y V tienen longitudes similares entre sí y son los más cortos de la serie. Los metacarpales II y IV son similares en longitud entre sí y poseen una

longitud 1,5 veces más largos que los Mc I y V. El mayor de todos los metacarpales es el tercero. El índice metacarpal (longitud del metacarpal más largo/longitud del metacarpal más corto) es 1,48. (Fig. 5.4). Las epífisis distales de los metacarpales II, III y IV, son levemente más anchas que las respectivas epífisis proximales.

Falanges. La fórmula falangeal es 2-3-4-5-3. Las falanges basales de cada dedo son sub-iguales. Los extremos distales de las segunda, tercera y cuarta falanges basales son más anchas que las respectivas epífisis proximales. La falange basal del dedo I tiene su terminación distal más delgada respecto de terminación proximal respectiva. En la falange basal del dedo V, ambas epífisis son sub-iguales en términos de su ancho.

La falange más larga en un dedo es siempre la penúltima. Estas además presentan una sutil curvatura ventral en sentido próximo distal. Las falanges ungueales son cortas en relación a los dedos y altas en sus bases. Las falanges ungueales de los dedos I a V mantienen tamaños similares entre sí, siendo aproximadamente 1/3 de largas respecto a sus respectivas falanges pre-ungueales. A pesar de que las falanges ungueales son bastante similares en longitud, la falange ungueal del dedo IV es sutilmente más larga que las demás de la serie.

El índice falange ungueal-dígito, definido como el porcentaje de la longitud de la falange ungueal respecto a la longitud total del dedo (Kümmell, 2009) calculada para el dedo III es: 14%.

La falange ungueal mejor preservada es la correspondiente al dedo IV. Esta carece del capuchón de queratina de las garras. La cuarta falange ungueal es una estructura relativamente alta (ver tabla 5.1). Las primera, segunda y tercera falanges ungueales parecen preservar los capuchones queratinosos. Estos capuchones parecen haber sufrido deformaciones durante el proceso de fosilización. La quinta falange ungueal parece carecer de capuchón y presenta una forma distorsionada. Cada falange ungueal exhibe una curvatura ventral pronunciada con una protrusión central aguda. Alineada con esta protrusión ventral, en la faceta dorsal existe una concavidad rodeada por dos picos hacia las regiones proximal y distal respectivamente (ver Tabla 5.1).

Los dedos III y IV presentan la misma longitud aproximada y son los más largos. Los dedos II y V son sub-iguales, más cortos que los dedos III y IV y más largos que el primero.

El ángulo de divergencia entre dedos I y V es de 52°. Las articulaciones metacarpo-falangeales parecen ser del tipo elipsoide. La primera articulación interfalangeal de todos los dedos parece ser de tipo bisagra, sin embargo aspectos de preservación del material dan lugar a dudas en esta clasificación.

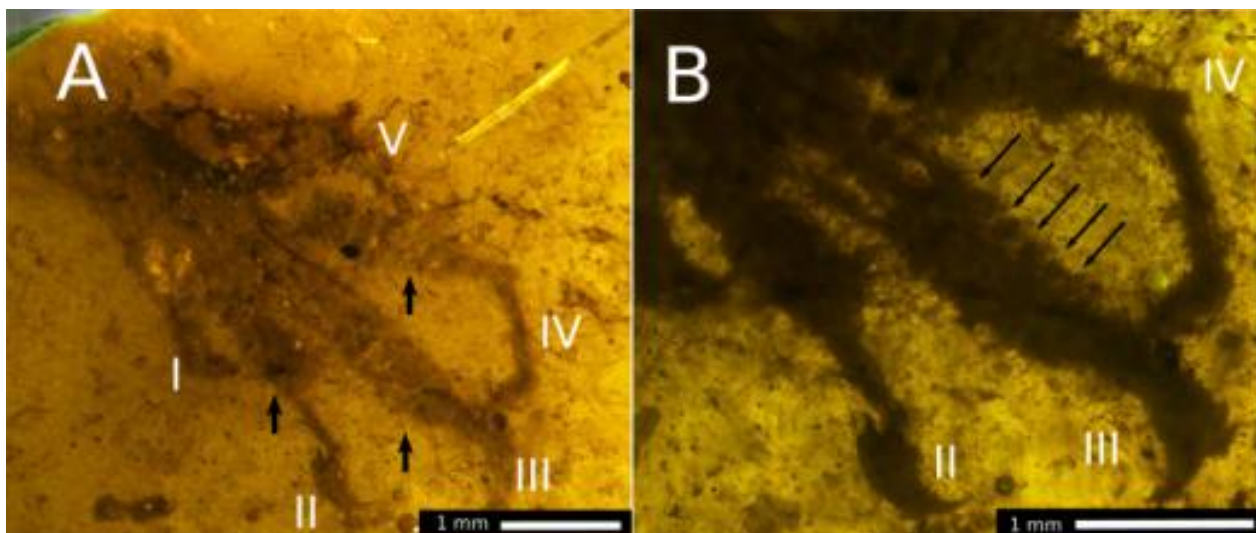


Fig. 5.1. Morfología Externa del Ejemplar MCZ R-190835, vista ventral. **A.** Impresiones de las almohadillas adhesivas subdigitales compuestas por escamas expandidas lateralmente (**lamelas**) se muestran con flechas. Las almohadillas se observan claramente en los dígitos II, III y IV. **B.** Vista enfocada en los dedos II, III y IV. Las flechas indican los límites entre lamelas sucesivas en el dedo III. Fotografía cortesía de David Grimaldi.

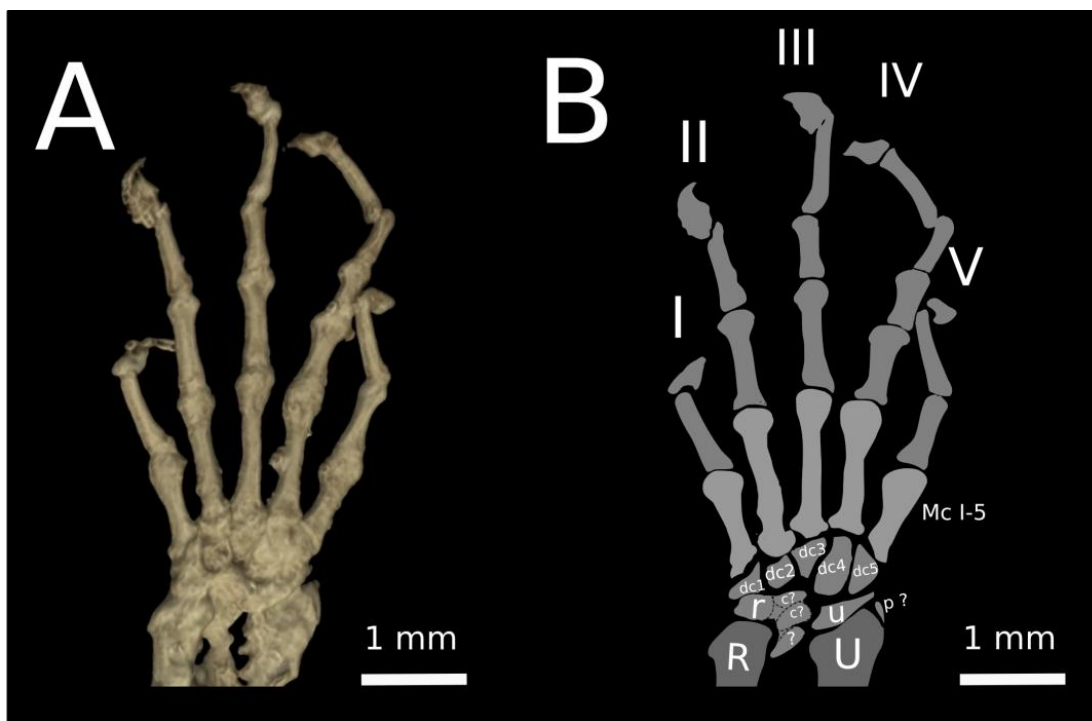


Fig. 5.2. Presentación del Ejemplar Fósil MCZ R-190835. **A.** Micro tomografía computada del espécimen MCZ R-190835 en vista dorsal. **B.** Esquema de la mano fosilizada con referencia a la identificación de sus piezas óseas. R: radio; U: ulna; r: radial; u: ulnar; c: central; dc1–5: carpales distales de 1–5; I–V, Mc 1-5 metacarpales I–V; p: pisiforme; c?: central (?).

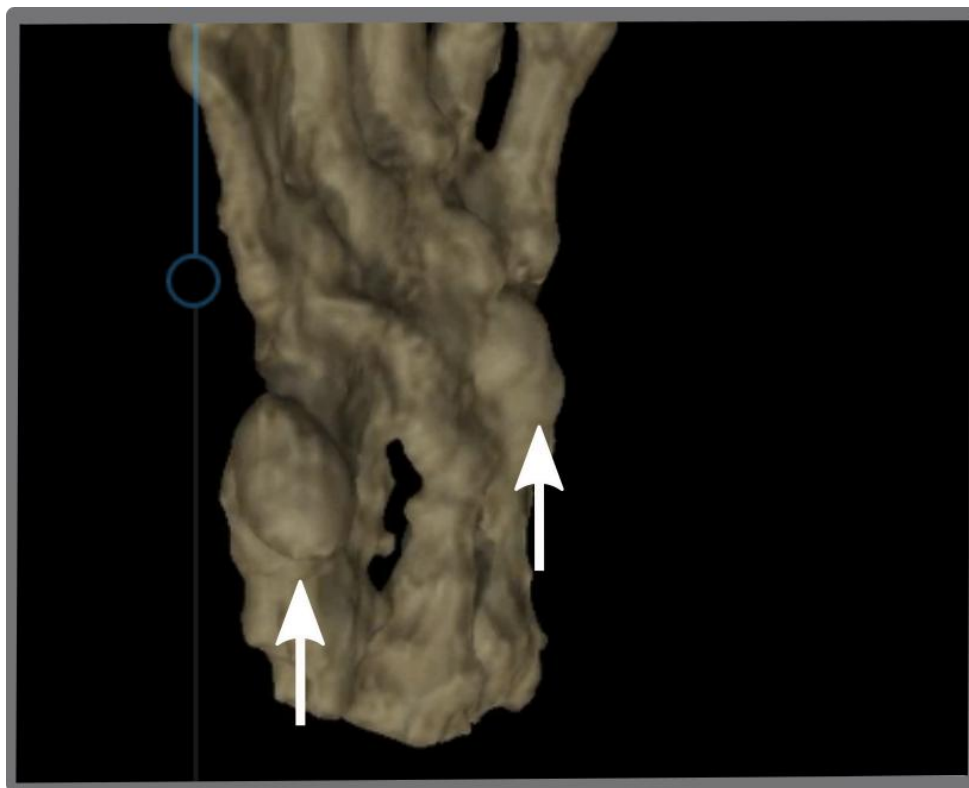


Fig. 5.3: Túnel Carpiano. Imagen ampliada de la región ventral del carpo y parte del metacarpo de MCZ R-190835. Se indica con flechas blancas la posición de presuntos pisiforme (flecha izquierda) y proceso radial (flecha derecha). La foto está tomada desde un ángulo tal que permite observar que ambas estructuras se encuentran en un plano más ventral que el resto de las piezas y que podrían estar delimitando un canal carpiano.

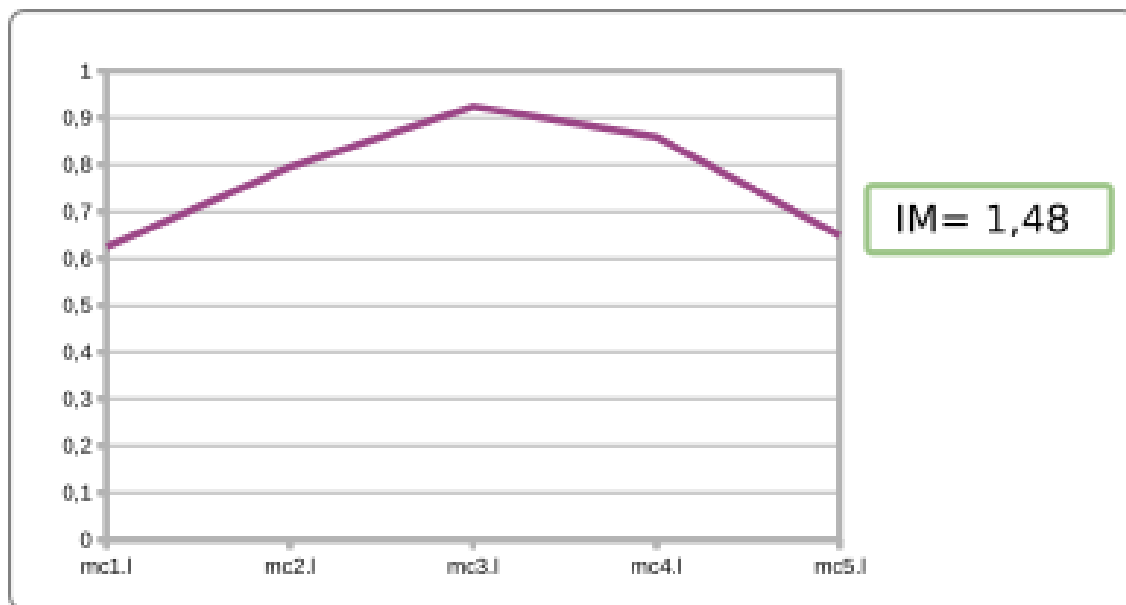


Fig. 5.4: Gráfico de líneas mostrando las proporciones entre los metacarpales en la mano fósil. También se incluye en la gráfica el valor del índice metacarpal calculado para éste espécimen. (IM=1,48). Eje vertical longitudes en mm; eje horizontal metacarpales de I a V (mc1.l - mc5.l).

Lateralmente respecto a algunos dedos, se observa una serie de estructuras discoidales. En la cara ventral de la falange terminal del dedo II hay dos pares de estas estructuras. Adicionalmente, en la cara medial de la articulación metacarpo-falangeal del mismo dígito existe una estructura discoidal extra. En la cara media y lateral de la terminación distal de la primera falange del dedo IV se encuentra un par de estas estructuras (Fig. 5.5). Se observa también un par extra de estructuras en la articulación metacarpo-falangeal del mismo dedo.

Las estructuras descriptas son en gran medida similares a los elementos parafalangeales de algunos geckos de la familia Phyllodactylidae en número, distribución en pares (en algunos casos parecen estar desplazadas de su posición original), forma y tamaño (Tabla 1.8). Entre éstas estructuras, aquellas localizadas en torno a la terminación distal de la falange 2 del dedo IV son analizadas en mayor detalle dado que su posición corresponde a la que presenta mayor ajuste respecto a las parafalanges (Fig. 5.5, Tabla 1.8).

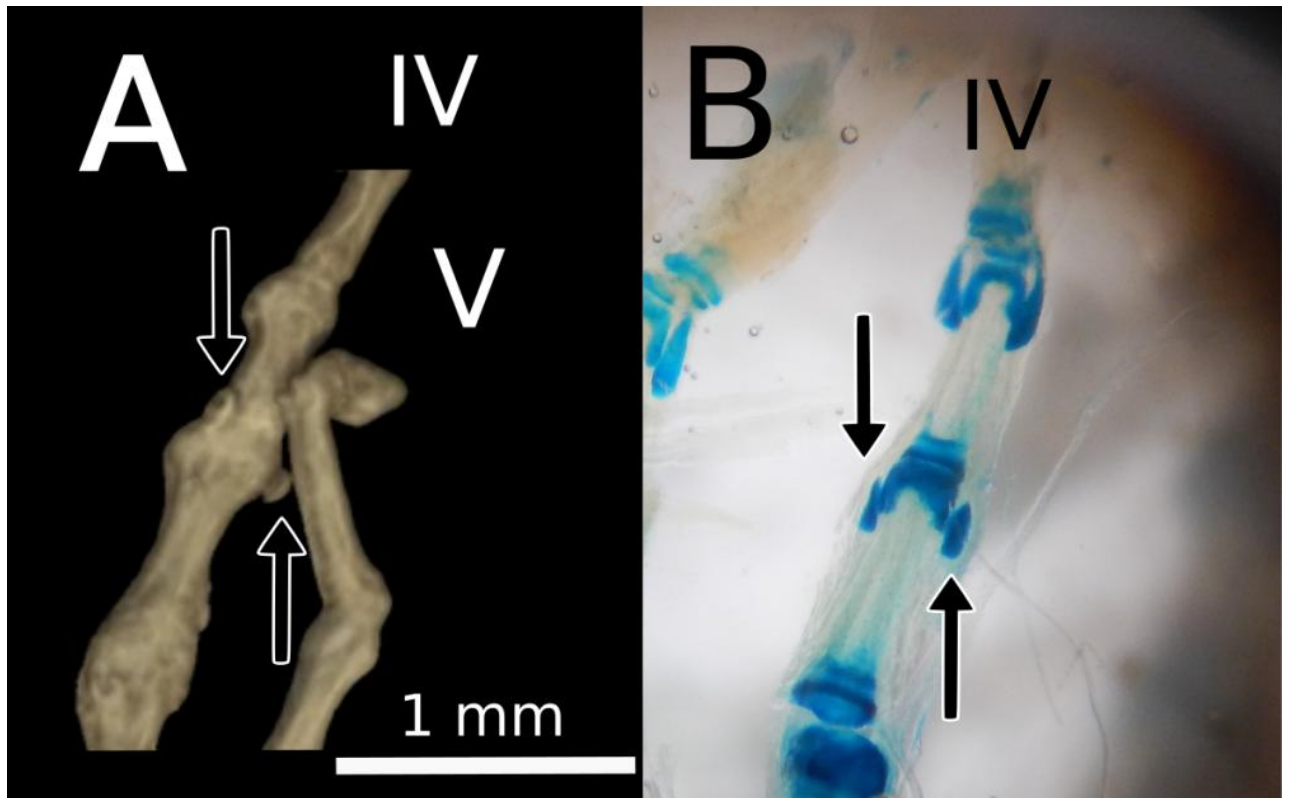









Fig. 5.5. Presuntas parafalanges en las mano fósil (MCZ R-190835) y parafalanges de un Gekkonidae actual **A.** Vista ampliada de los dedos IV y V de la mano fósil mostrando los presuntos elementos parafalangeales con flechas. El par de estructuras se sitúan en torno a la articulación interfalangeal entre la primera y la segunda falanges del dedo IV. Estas estructuras son relativamente pequeñas y tienen forma discoidal (se observa en ellas una concavidad). **B.** Dedo IV de la mano izquierda de *Hemidactylus mabouia* (FML 2142) sometido a la técnica de diafanización y tinción diferencial mostrando dos pares de elementos parafalangeales con flechas: El par más distal, situado en torno a la articulación entre las falanges 2 y 3, presenta forma alada. El par más proximal presenta forma discoidal. Este último par se sitúa en torno a la articulación interfalangeal entre las falanges 1 y 2. El par de elementos parafalangeales proximales de *Hemidactylus mabouia* se sitúan en la posición exacta en que lo hacen los presuntos elementos falangeales de la mano fósil. Adicionalmente, la forma del par proximal de elementos parafalangeales de *Hemidactylus mabouia* es muy similar a la mostrada en A.

Diversidad morfológica de las falanges ungueales en Squamata: breve exploración entre taxa seleccionados (Tabla 5.1)

La protrusión ventral aguda observada en MCZ R-190835 es una característica común que aparece frecuentemente en diversos géneros de Squamata. La concavidad dorsal observada en MCZ R-190835 es una característica menos difundida, pero que sin embargo se ha encontrado en Iguania y Scincomorpha.

Tabla 5.1

Especie	Clado	Morfología	Protrusión ventral (S/N)	Concavidad dorsal (S/N)
<i>Hemidactylus mabouia</i>	Gekkota		S	N
<i>Homonota fasciata</i>	Gekkota		N	N
<i>Phyllopezus pollicaris</i>	Gekkota		S	S
<i>Hoplodactylus duvauceli</i>	Gekkota		S	S
<i>Emoia atrocostata</i>	Scincomorpha		S	S
<i>Emoia pallidiceps</i>	Scincomorpha		S	N
<i>Mabuya mabouya</i>	Scincomorpha		S	N

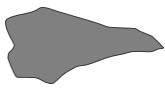






<i>Mochlus sundevalli</i>	Scincomorpha		S	N
<i>Iguana iguana</i>	Iguania		S	S
<i>Anolis tolimensis</i>	Iguania		S	S?
<i>Polychrus acutirostris</i>	Iguania		S	N
<i>Phymaturus palluma</i>	Iguania		S	N
<i>Tropidurus torquatus</i>	Iguania		S	N
Ejemplar Fósil MCZ R-190835	-----		S	S

Tabla 5.1. Falanges ungueales de algunas especies escogidas de Squamata (no a escala). S=presente; N=ausente.

Análisis Morfométricos: Similitudes entre MCZ R-190835 y clados actuales

LDA: Primera etapa: Exploración dentro del conjunto de datos de Squamata (Fig. 5.6).

Se desarrollaron tres pruebas de validación en el LDA de Squamata que corroboraron la robustez del análisis. El primer componente principal (LD 1) fue efectivo en separar Gekkota (GK) de Scincomorpha (SC) + Iguania (IG). El LD 1 reunió un 90% de la variabilidad total que separa a los especímenes entre clases taxonómicas (Fig. 5.6). La **morfozona** correspondiente a Gekkota se localiza en la región negativa del LD1. El LD2 separa las morfozonas correspondientes a Iguania y a Scincomorpha. Estas morfozonas presentan una superposición parcial. Se predijo que la clase taxonómica a la que pertenece el espécimen fósil (MCZ R-190835) corresponde a Scincomorpha (Fig. 5.6 A). Sin embargo, en

el vecindario de esta proyección se encuentran miembros de las tres categorías usadas en este análisis: Iguania, Scincomorpha y Gekkota.

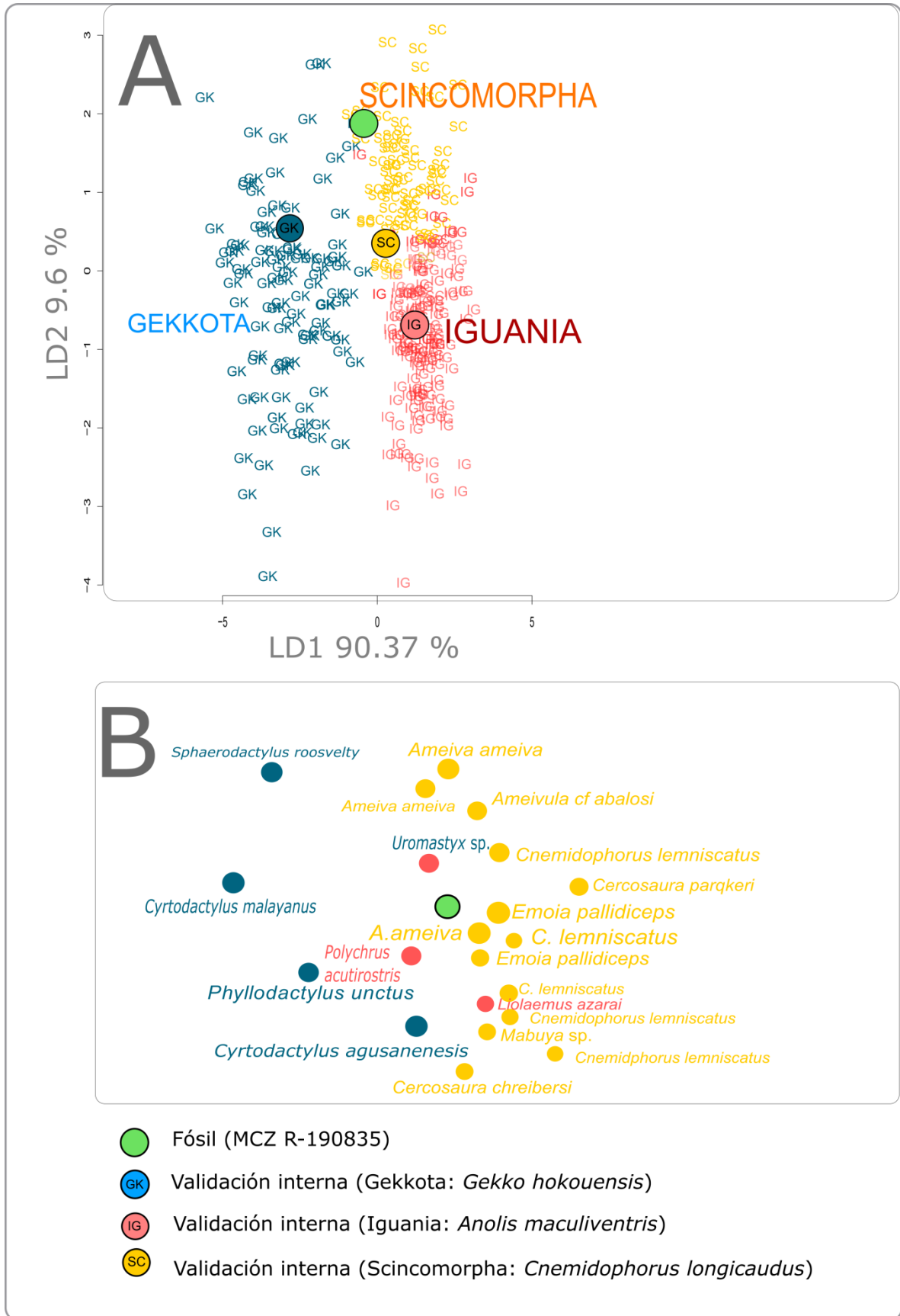


Fig. 5.6 A. Mano fósil (MCZ R-190835) proyectada sobre el LDA construido para Squamata. El fósil, representado como un punto verde se encuentra anidado dentro de la morfozona correspondiente a Scincomorpha. Se muestra un espécimen de validación interna para cada uno de los grandes clados utilizados como criterios de clasificación. **B.** Región del morfoespacio A ampliada en donde se encuentra proyectada la mano fósil (MCZ R-190835). Los ejemplares más cercanos al ejemplar fósil son: *Polychrus acutirostris* (Dactyloidae); *Emoia pallidiceps* (Scincidae), *Ameiva ameiva* (Teiidae), y *Uromastix* sp. (Agamidae). Los puntos coloreados indican la pertenencia a Gekkota (azul); Iguania (rosa) y Scincomorpha (amarillo).

Tabla 5.2: Scores de los especímenes en el espacio bidimensional resultante del LDA a nivel Squamata.

Especie	Clado	N° Colección	LD1	LD2
<i>Ameiva</i> <i>ameiva</i>	Scincomorpha	ICN 4668	- 0.022	-0.179
<i>Mabuya</i> <i>mabouya</i>	Scincomorpha	UIS R 0355 RC 053	- 0.090	1.006
<i>Cnemidophorus</i> <i>longicaudus</i>	Scincomorpha	VA 003/4	- 0.154	-0.157
<i>Emoia</i> <i>atrocostata</i>	Scincomorpha	USNM 195779	- 0.448	-1.711
Ejemplar fósil	-----	MCZ R-190835	- 0.491	1.781
<i>Pseudogonatos</i> <i>des peruvianus</i>	Gekkota	USNM 343190	- 0.537	-2.132
<i>Ameiva</i> <i>ameiva</i>	Scincomorpha	ICN 4753	- 0.619	-1.833
<i>Ameiva</i> <i>ameiva</i>	Scincomorpha	UNNEC 01390	- 0.630	1.949
<i>Polychrus</i> <i>acutirostris</i>	Iguania	UNNEC 04366	- 0.675	1.433
<i>Saurodactylus</i> <i>mauritanicus</i>	Gekkota	USNM 217454	- 0.846	-0.035
<i>Uromastix</i> sp.	Scincomorpha	MCN 4627	- 0.865	2.193

<i>Cyrtodactylus</i>	Gekkota	USNM 318433	-	-1.01
<i>agusanensis</i>			0.980	

Tabla 5.2. La tabla muestra los valores que toman los especímenes en el espacio bidimensional (scores) construido a través del LDA. Los especímenes están ordenados de menor a mayor según sus scores en el LD1. El *score* del espécimen fósil (MCZ R-190835) está incluido. La tabla representa un resumen de los resultados que sólo muestra aquellos especímenes cuyos valores en LD1 son cercanos al valor en LD1 de la proyección del fósil. En cuanto al valor del LD2 eventualmente hay valores alejados incluidos en la tabla. *Ameiva ameiva* y *Polychrus acutirostris* son las especies más cercanas si se tienen en cuenta ambos ejes. Si se tiene en cuenta solo al LD1 *Emoia atrocostata*, *Cnemidophorus longicaudus*, *Pseudogonatodes peruvianus*, *Ameiva ameiva* y *Saurodactylus mauritanicus* se encuentran muy cercanos a la proyección. El LD1 reúne el 90% de la variación que separa a los especímenes entre grupos taxonómicos.

LDA: Segunda etapa: Exploración dentro del conjunto de datos de Gekkota + Scincomorpha (Fig. 5.7)

En esta instancia, se desarrolló un LDA unidimensional dado que sólo se consideraron dos categorías de clasificación. La clase predicha de la mano fósil correspondió a la morfozona de Scincomorpha. Las morfozonas correspondientes a Gekkota y a Scincomorpha están fuertemente definidas. Sin embargo existe una región compartida por ejemplares de ambas categorías alrededor del valor 0 del eje único. La proyección de la mano fósil se ubica en la morfozona correspondientes a Scincomorpha en la que además hay algunos ejemplares de Gekkota. Al comparar los valores que toman los ejemplares en el LD1 (sus *scores* en la tabla 5.3) se observa que los más cercanos al valor correspondiente al ejemplar fósil MCZ R-190835 son los valores de *Mochlus sundevalli*, *Marmorosphax tricolor*, *Mabuya mabouya* y *Emoia*. Todos estos representantes de Scincomorpha. Sin embargo se observa que el Gekkota *Cyrtodactylus agusanensis* también está muy cerca de MCZ R-190835.

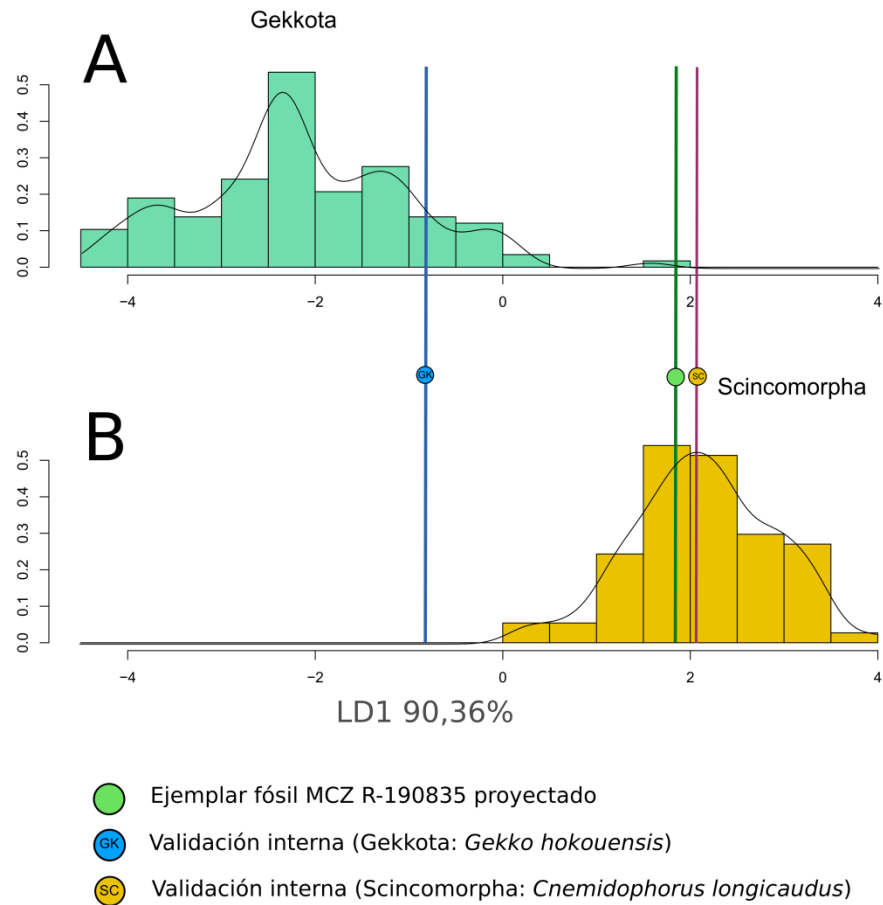


Fig. 5.7. LDA: Segunda etapa. Gekkota y Scincomorpha con proyección del fósil (MCZ R-190835). El gráfico resultante de este análisis se representa mediante una única dimensión (LD1). El criterio de clasificación usado en su construcción fue la membrecía a Gekkota o a Scincomorpha. Los representantes de Iguania no fueron considerados en el análisis. Las morfozonas de cada categoría esta marcadamente definida, sin embargo alrededor del valor 0 existe un leve solapamiento entre ambas. La línea vertical corresponde a la mano fósil proyectada, que está claramente incluida en la morfozona de Scincomorpha, donde algunos de representantes de Gekkota también se presentan.

Tabla 5.3

Especie	Clado	N° Colección	Scores ordenados en LD1
<i>Ameiva ameiva</i>	Scincomorpha	UNNEC 01390	1.23
<i>Emoia adspersa</i>	Scincomorpha	USNM 322732	1.23
<i>Cnemidophorus longicaudus</i>	Scincomorpha	VA. 002/4	1.57
<i>Ameiva ameiva</i>	Scincomorpha	UNNEC 01374	1.61
<i>Mabuya cf. bicolor</i>	Scincomorpha	UIS R 316	1.65
<i>Ameiva ameiva</i>	Scincomorpha	UNNEC 01391	1.73
<i>Ameiva ameiva</i>	Scincomorpha	ICN 4753	1.74
<i>Mochlus sundevalli</i>	Scincomorpha	MCN 4692	1.78
<i>Marmorosphax tricolor</i>	Scincomorpha	USNM 267844	1.79
Ejemplar Fósil	-----	MCZ R-190835	1.84
<i>Mabuya mabouya</i>	Scincomorpha	VA. 002/2	1.92
<i>Emoia longicauda</i>	Scincomorpha	USNM 336680	2.01
<i>Mabuya</i> sp.	Scincomorpha	UIS R 0264	2.01

<i>Cyrtodactylus</i>	Gekkota	USNM	2.04
<i>agusanensis</i>		318433	

Tabla 5.3: Valores que toma cada ejemplar del sub-conjunto de datos luego de aplicárseles la función discriminante construida. Este valor representa la posición de cada ejemplar en el espacio sintético. Como resultado del análisis basado en solo dos categorías (Scincomorpha y Gekkota) se obtuvo una única función discriminante (LD1). Los valores (scores) se muestran ordenados en orden ascendente en donde se incluye el valor correspondiente al ejemplar MCZ R-190835. Se muestran solo aquellos ejemplares cuyo valor se acerca al valor del fósil.

LDA. Tercera etapa. Exploración dentro del sub-conjunto correspondiente a Gekkota considerando variables metacarpales y digitales (Fig. 5.8. A).

Las morfozonas correspondientes a las distintas familias de Gekkota están marginalmente superpuestas. La proyección del fósil coincide con el área ocupada por Phyllodactylidae y Eublepharidae. El ejemplar usado como validación interna de la familia Gekkonidae, *Gekko hokouensis*, está también muy cerca de la proyección del fósil.

LDA. Tercera etapa. Exploración dentro del sub-conjunto correspondiente a Gekkota considerando variables carpales, metacarpales y digitales (Fig. 5.8. A).

La gráfica es el resultado de un LDA construido con un conjunto de datos que incluyó a representantes del clado Gekkota y a variables de toda la mano, incluyendo las carpianas. El criterio de clasificación fue la membrecía taxonómica a familia. Se observan cinco conglomerados de puntos, los ejemplares representantes de Diplodactylidae, Eublepharidae, Phyllodactylidae, Sphaerodactylidae y Gekkonidae. En esta instancia no fue posible proyectar la mano fósil dada la imposibilidad de medir sus piezas carpianas.

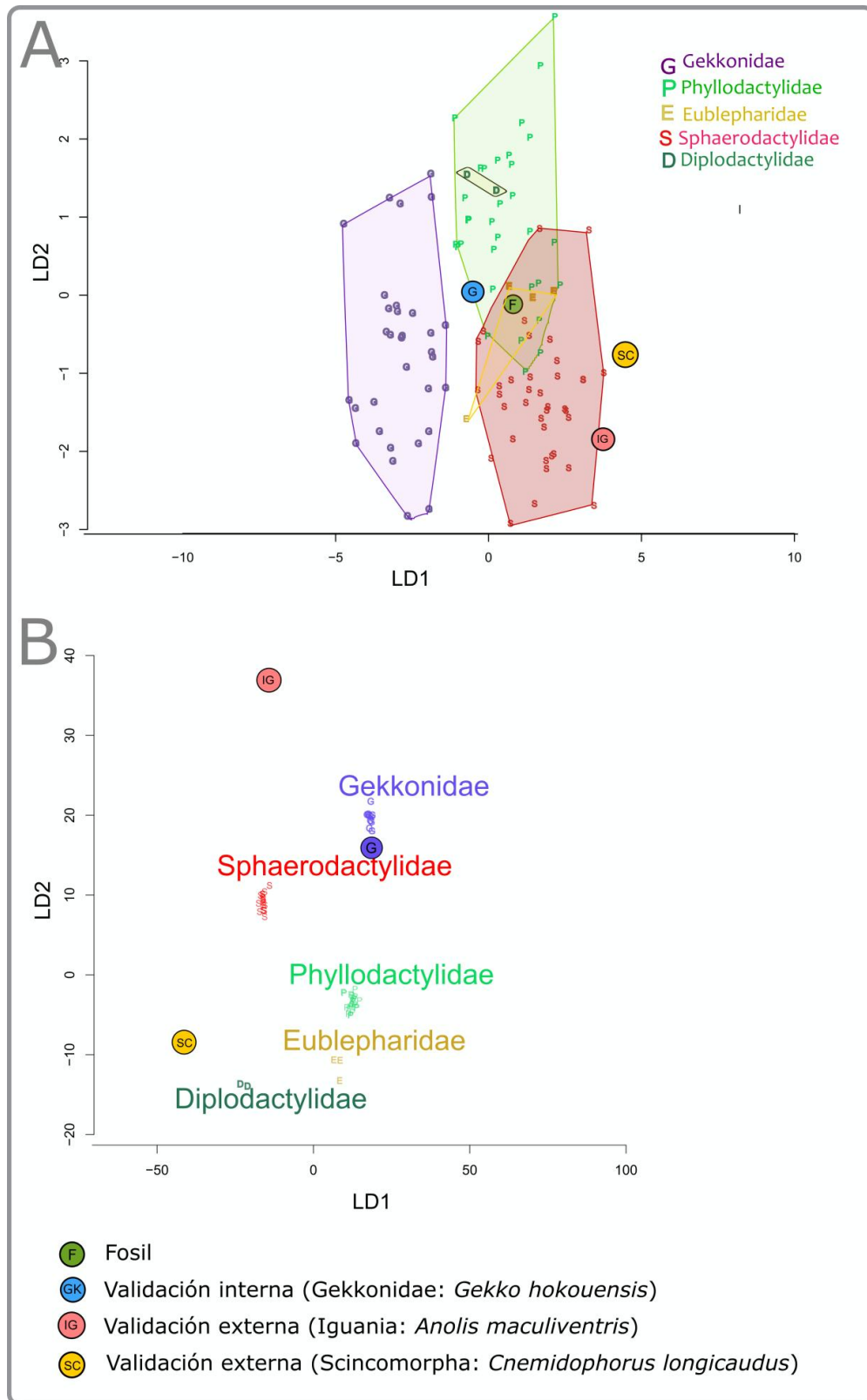


Fig. 5.8. LDA: Tercera etapa. Gekkota **A.** LDA bidimensional del sub-conjunto de datos de Gekkota basado en variables metacarpales y digitales. El criterio de clasificación fue la

membrecía familia. Las morfozonas de cada grupo están sutilmente solapadas. La proyección del fósil coincide con el área ocupada por Phyllodactylidae y Eublepharidae. **B.** La gráfica resulta de un LDA construido con el sub-conjunto de representantes de Gekkota considerando variables de toda la mano. El criterio de clasificación fue la membrecía de familia. Se observan cinco conglomerados de puntos claramente separados correspondientes a Diplodactylidae, Eublepharidae, Phyllodactylidae, Sphaerodactylidae y Gekkonidae.

Morfología General de la Mano Comparada

Se comparó la morfología general de la mano fósil MCZ-R-190835 con la mano de algunos geckos portadores de almohadillas adhesivas (Fig. 5.9.A) y algunos escincidos (Fig. 5.9.B) con el fin de agregar información a los resultados de los análisis discriminantes. Las proporciones metacarpales de MCZ-R-190835 son más similares a aquellas de *Mabuya* sp. o *Aristelliger* sp. que a la de los otros taxa comparados. El ángulo de divergencia de la mano fósil es 52°, siendo más parecido a los escincidos que se muestran que a los Gekkota. Si se considera la longitud de los dedos, la mano fósil se asemeja más a *Mabuya* sp.

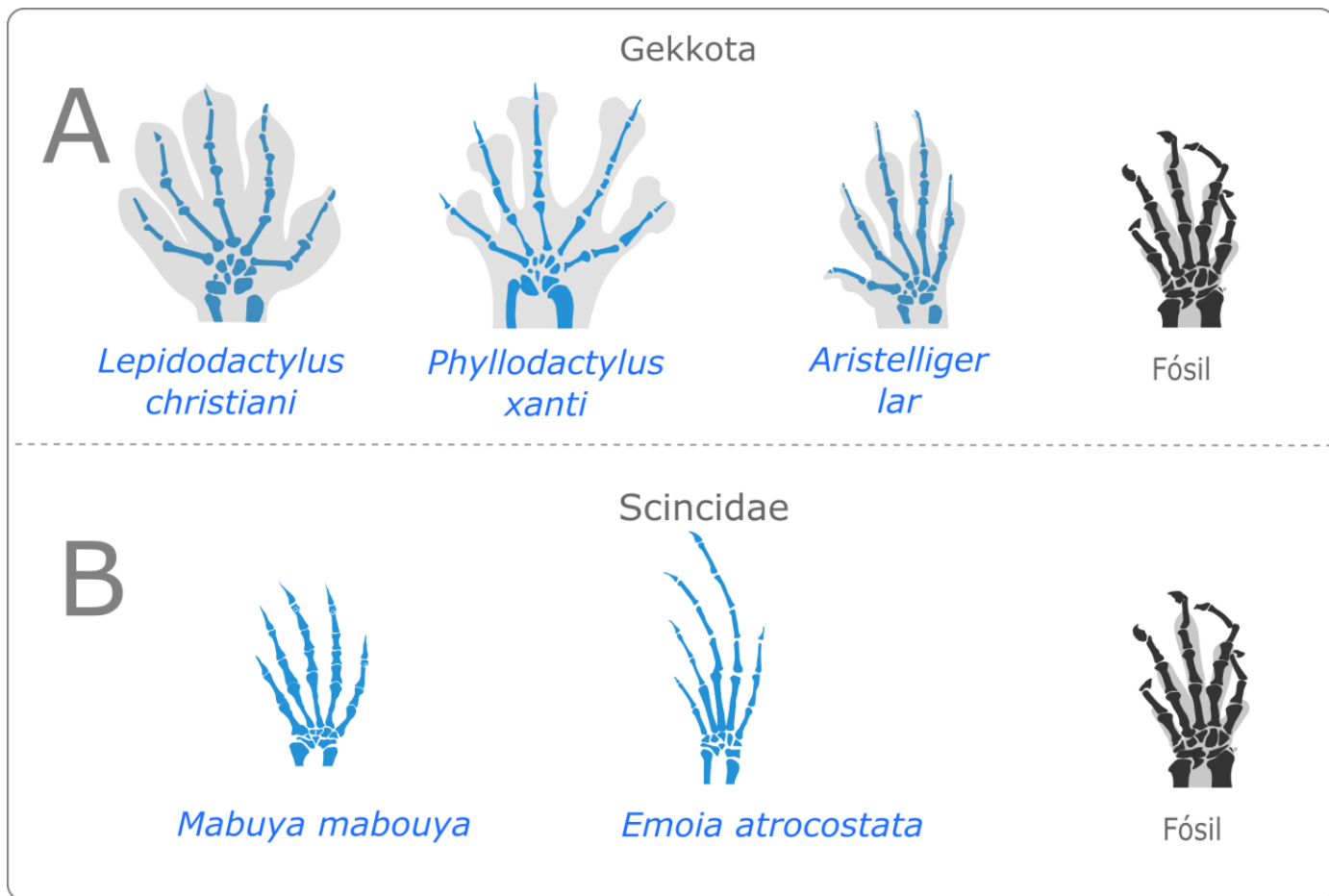


Fig. 5.9: Morfología General de la Mano Comparada. **A.** Esquemas mostrando la relación entre la superficie de la almohadilla adhesiva y los huesos de la mano en algunos geckos. *Lepidodactylus christiani* presenta todos sus metacarpales de tamaños similares. *Phyllodactylus xanti* presenta al Mc V más largo que el Mc I. *Aristelliger lar* exhibe Mc I y V sub-iguales mientras que los Mc II, Mc III y Mc IV son muy similares entre sí en longitud. En todas estas manos se observa una marcada expansión en los extremos distales de algunas falanges y metacarpales. Un esquema de la mano fósil se incluye en la gráfica para facilitar las comparaciones. **B.** Esquemas mostrando la morfología general de la mano de algunos escíncidos. *Mabuya* sp. presenta un patrón de las proporciones entre metacarpales en el que el Mc I y el Mc V son muy parecidos en longitud y el Mc II, Mc III y Mc IV son muy similares en longitud entre ellos. Los Mc I y Mc V de *Emoia* sp. son sub-iguales y son los más cortos de la serie. El Mc II es más largo que éstos y Mc III y Mc IV son sub-iguales y los más largos. Un esquema de la mano fósil se incluye en la gráfica para facilitar las comparaciones.

Discusión

Los análisis cualitativos de los atributos anatómicos y los análisis biométricos de la mano fósil, generaron resultados contrastantes entre sí. Por un lado, los datos morfológicos indican que el espécimen podría estar ubicado dentro de Gekkota. Mientras que los análisis biométricos ubican a MCZ R-190835 en una zona del morfoespacio predominada por representantes de Scincomorpha.

La mano fósil presenta remanentes de almohadillas adhesivas sub-digitales, presuntos elementos parafalangeales y falanges con su extremo distal expandido seguidas de falanges muy delgadas. En conjunto, estos rasgos son característicos de algunos geckos actuales tales como *Thecadactylus* sp. (Gamble *et al.*, 2012) y *Gehyra mutilata* (Russell, 2002). Específicamente, en la mano fosilizada MCZ R-190835, el extremo distal de la falange basal del dedo I es más angosta que la proximal. Las falanges basales de los dígitos II al V presentan extremos distales más anchos que las epífisis proximales. Este patrón de polarización en las falanges basales coincide con las de algunos geckos actuales como el diplodactílido *Dactylocnemis pacificus*. La segunda falange del cuarto dígito también muestra su extremo distal expandido; estando esta falange seguida por una tercera falange esbelta. Los extremos falangeales expandidos representan una característica exclusiva de geckos actuales. Los dígitos de los dactiloideos y los escíncidos considerados en este análisis, que también portan almohadillas digitales, no muestran expansión alguna en las epífisis de sus metacarpales ni en los extremos distales de sus falanges, careciendo además de elementos parafalangeales. Es plausible que estos rasgos combinados se hayan originado exclusivamente dentro del clado Gekkota y su presencia en la mano fósil podría implicar la membrecía al clado.

La presencia de las almohadillas subdigitales en el fósil permite asociarlo a los grupos actuales en los que se han desarrollado estas estructuras (Dactyloidae, Scincidae y Gekkota). Sin embargo, entre lagartijas actuales, aquellas cuya morfología se caracteriza por lamelas extendidas hasta la base del dedo con una diferenciación distal, como ocurre en el ejemplar fósil no, solo se presentan en miembros de Gekkota (Arnold y Poinar, 2008). La adquisición de almohadillas subdigitales en Scincidae parece haber ocurrido una única vez en el ancestro de los géneros *Lipinia* y *Prasinohaema* ya que son géneros hermanos. El clado que los une es muy derivado dentro de la Familia Scincidae. De esta manera es poco parsimonioso pensar que

Scincomorpha basales del Cretácico puedan haber tenido almohadillas subdigitales (Skinner *et al.*, 2011).

Los elementos parafalangeales, como ya se mencionó, habrían aparecido unas nueve veces, siendo entonces un carácter homoplásico. Sin embargo todos los eventos de aparición ocurrieron dentro de solo 16 géneros, de dos familias de Gekkota (Russell y Bauer, 1988; Gamble *et al.*, 2012). Esto sugiere que, bajo este patrón de homoplasias subyace una lógica compleja de restricciones de desarrollo que parecen estar liberadas en Gekkota y no en otros linajes. Esta evidencia apoya la idea de que los elementos parafalangeales descritos en la mano fósil podrían responder a la afinidad filogenética de esta con Gekkota. Los elementos parafalangeales, sin embargo, no diagnósticos de grupos taxonómicos inclusivos dentro de Gekkota tales como familia. Además, muchos geckos que presentan almohadillas adhesivas carecen de elementos parafalangeales (e.g. *Luperosaurus* sp., *Paragehyra* sp. y *Phelsuma* sp. (Gamble *et al.*, 2012)), y al menos *Homonota* sp., carente de almohadillas adhesivas, posee parafalanges (este trabajo). Así los elementos parafalangeales no son componentes críticos del sistema adhesivo sub-digital, ni de mecanismos asociados a trepar.

Se describieron en este trabajo ocho pequeñas estructuras discoidales y cóncavas que fueron interpretadas como posibles elementos parafalangeales. Aunque algunas de ellas se presentan impares, fueron probablemente pares en el organismo viviente. Las estructuras discoidales pares situadas medial y lateralmente a la terminación distal de la primera falange del dígito cuarto podrían representar el arreglo natural, ya que ellas se asemejan a los elementos parafalangeales de algunos geckos con almohadillas de las familias Gekkonidae y Phyllodactylidae (Fig. 5.5, Tabla 1.8). Además debe tenerse en cuenta que, en algunos casos, las parafalanges aparecen en geckos actuales como elementos impares (ver figura 3 en Russell y Bauer, 1988), y también pueden localizarse en la articulación metacarpo-falangeal (ver fig. 3 y 15 en Russell y Bauer, 1988; Tabla 1.8).

Existe una gran diversidad de morfologías parafalangeales, desde pequeñas y discoidales a grandes estructuras con formas complejas que incluye prominencias (Tabla 1.8). Gamble *et al.*, (2012) estimaron que las parafalanges surgieron nueve veces de manera independiente Gekkonidae y Phyllodactylidae, y que su morfología difiere considerablemente en cada evento de adquisición. Los elementos pares descritos como presuntas parafalanges se asemejan a las parafalanges presentes en *Hemidactylus* sp. (Wellborn, 1933; Stephenson 1960; Fig. 5.5B), *Lygodactylus* sp., *Calodactylodes* sp. y *Homonota* sp. (Russell y Bauer 1988, Gamble *et al.* 2012, Tabla 1.8). No existe evidencia sobre la composición tisular de las

estructuras descriptas, sin embargo, como se mencionó previamente las parafalanges pueden representarse por tejidos cartilaginosos, óseos o calcificaciones. Cualquiera de éstos tejidos son susceptibles de preservación en ámbar dada las propiedades tafonómicas de las faunas en ámbar (Poinar y Hess, 1982; Grimaldi *et al.*, 1994; Poinar *et al.*, 1996).

Las proporciones entre los metacarpales de MZC-R-190835 exhibe el patrón mesaxónico generalizado de los Squamata (ver Figura 1.8 en el Capítulo 1). El índice metacarpal para este ejemplar es 1,48. Este valor se asemeja al de Phyllodactylidae (1,4), Diplodactylidae (1,4) y Eublepharidae (1,5) entre los Gekkota, y al de Bipedidae (1,4). Sin embargo, en Bipedidae la característica más llamativa es que, a diferencia de la gran mayoría de los linajes de Squamata, el metacarpal de mayor tamaño es el 2 y no el 3 (Fig. 5.4).

El ángulo de divergencia de la mano fósil es 51.92° este valor se asemeja bastante al valor promedio de ángulo de divergencia manifiesto en las familias actuales Varanidae, Iguanidae y Scincidae (ver Fig. 1. 9, Capítulo 1). Las familias de Gekkota presentan promedios del ángulo de divergencia entre los dedos mucho mayores.

El índice falange ungueal-dígito, definido como el porcentaje de la longitud de la falange ungueal respecto a la longitud total del dedo (Kümmell, 2009) calculada para el dedo 3 es: 14%. El índice ungueal-dígito en animales terrestres no-fosoriales y arbóreos ronda al 28 % (e.g., 30% en *Didelphis* (comadreja); 28% en *Sciurus* (ardilla) y 24% en *Suminia*). En lagartijas cavidoras los valores de éste índice son típicamente más elevados: en *Bipes canaliculatus* (Bipedidae) es 51%; en *Mochlus sundevalli* (Scincidae) es 46,72 %. La mano fósil aquí presentada se asemeja mucho más a los animales terrestres y arbóreos que a los fosoriales.

El breve reporte presentado acerca de la diversidad de las falanges ungues muestra que algunos rasgos peculiares, como la aguda protrusión ventral y la concavidad dorsal, observados en la mano fósil MCZR190935 están presentes en un amplio rango de representantes actuales. Se ha mostrado que la morfología de la uña está mayormente determinada por factores ecológicos y fuertemente asociada a los modos locomotores (Feduccia, 1993, Hamrick, 1998; Zani, 2000; Tulli *et al.*, 2009; Tulli *et al.*, 2016). La mano fósil presenta falanges ungues con una pronunciada curvatura ventral y una aguda proyección ventral. Este morfotipo puede ser encontrado en las uñas de especies que trepan como *Iguana iguana*, *Urostrophus gallardoi*, *Pristidactylus valerie*, *Anisolepis longicaudus*, *Liolaemus chilensis*, y en los *Anolis* arborícolas. Las falanges ungues son relativamente altas en su base (Tabla 5.2). Esta morfología se ha asociado a la explotación de hábitats

verticales (arborícolas y saxícolas) (Zani, 2000; Tulli *et al.*, 2009, Simões *et al.*, 2016) y su presencia en la mano fósil indica claramente que se trata de una lagartija trepadora. La alta falange ungual más la aguda protrusión ventral podría permitir una acción efectiva del tendón flexor del dígito, mientras proporciona un mayor brazo de palanca e incrementa la fuerza de sujeción al sustrato (Russell, 1975; Simões *et al.*, 2016). Esto podría contribuir al mecanismo trepador asistido por las uñas de bloqueo-avance (*interlocking grasping* en inglés) (Cartmill, 1985; Tulli *et al.*, 2009).

Al considerar la matriz de datos que incluye a los Scincomorpha, Iguania y Gekkota, la clase del espécimen fósil fue predicha dentro de la morfozona de los Scincomorpha (Fig. 5.6.A). Sin embargo, el valor predicho para la mano en ámbar es cercano a los miembros de las tres principales categorías usadas en los análisis: Iguania, Scincomorpha y Gekkota. De hecho, el espécimen más cercano a la mano fósil pertenece a Scincomorpha (*Ameiva ameiva*), Iguania (*Polychrus acutirostris*) y Gekkota (*Pseudogonatodes peruvianus*) (Tabla 5.2). Esta ambigüedad deriva del hecho de que la mano fósil está ubicada en una región cercana al borde de la morfozona de los Scincomorpha. La imposibilidad del LDA de efectivamente separar los especímenes por membrecía taxonómica es podría ser interpretada como resultado de una evolución convergente. Debe enfatizarse que tomando en cuenta el enorme número de especies de ambos grupos, a algún nivel nuestros datos podrían no reflejar la morfozona completa de cada grupo. Mientras se considera sólo a Scincomorpha y Gekkota, la región de convergencia entre sus morfozonas es más evidente. Este patrón representa la convergencia de algunos Gekkota anidados en el morfoespacio de Scincomorpha pero no *vice versa*. Curiosamente, la situación opuesta se da con algunos Scincidae actuales (*Lipinia* sp. y *Prasinohaema* sp.), que están convergentemente anidados dentro de Gekkota debido a sus almohadillas adhesivas (Irschick *et. al* 1996).

Alternativamente, la morfología osteológica de la mano de MCZ R 190835 podría representar una condición plesiomórfica reflejando un estadio temprano en la evolución de las proporciones de las manos en formas escansoriales. Esta posibilidad está sustentada por las afinidades biométricas de MCZ R 190835 con *Polychrus acutirostris* un trepador sin almohadillas.

El tercer paso de nuestro análisis, considerando un set de datos exclusivos de Gekkota, en el que las variables de la región carpal no fueron tenidas en cuenta, falló en producir una clara separación entre grupos de especímenes por familia. Especímenes de diferentes categorías se superponen. La proyección del fósil coincide con el área ocupada por

Phyllodactylidae y Eublepharidae. (Fig. 5.8 A.). Sin embargo, cuando se incluyen variables de la región carpal en el LDA, el análisis es efectivo en la identificación de la membresía a familia. La especialización de la región carpal de Gekkota fue ya señalada por Fontanarrosa y Abdala, (2014). Así, la información biométrica del carpo, no disponible para MCZ R 190835, habría sido crucial para indagar más profundamente en las afinidades taxonómicas de este espécimen.

A modo de conclusión: La ubicación taxonómica de la mano preservada en ámbar MCZ R-190835 varía según la evidencia usada. Los resultados de los análisis morfológicos y morfométricos indican la pertenencia a Gekkota o a Scincomorpha respectivamente.

Es posible pensar, en términos de restricciones evolutivas que la adquisición de estructuras como los elementos parafalangeales y las almohadillas adhesivas con una morfología particular, resulta de un fenómeno más inusual en el clado Squamata si se lo compara con variaciones morfométricas tales como los anchos y largos de los huesos medidos. Resulta menos parsimonioso suponer que el fósil es un Scincomorpha y que la presencia de tales estructuras se debe a apariciones independientes que suponer que la morfometría está reflejando un fenómeno de convergencia entre Gekkota y Scincomorpha. En este sentido se apoya la idea de que el fósil pudo haber pertenecido a Gekkota.

Las inferencias ecológicas sobre esta mano resultan menos ambiguas y las estructuras tegumentarias preservadas y esqueléticas preservadas brindan indicios claros sobre el origen de la escansorialidad mediado por un sistema sofisticado de adhesión.

CAPÍTULO 6

La mano como fuente de evidencia de estrategias de supervivencia luego de la extinción Permo-Triásico. Osteología de la mano de un grupo de sinápsidos fósiles, los terápsidos, con énfasis en un nuevo espécimen proveniente del Karoo (Sudáfrica).

Consideraciones iniciales

El concepto de homología es uno de los conceptos más relevantes en biología (Hall, 2003). Entender los patrones de variación morfológicos de las entidades homólogas en este contexto resulta el punto de partida para cualquier abordaje de la evolución de un clado. La homología implica una similitud entre las partes de un organismo debida a ancestría común. Una homoplasia, en cambio, es una similitud alcanzada en los organismos mediante procesos distintos a los de la herencia. La historia evolutiva y la biología comparada de caracteres ecológicamente relevantes, por ejemplo los de la mano, reúnen evidencias tanto de homologías como de homoplasias. Así cómo es posible reconocer orígenes independientes de algunas características morfológicas de la mano, asociadas a una función manual dada, en distintos linajes dentro de Squamata (ver Capítulo 4), es posible reconocerlos en diversos clados de Tetrapoda. Dada la ancestría común de la mano Tetrapoda (su homología), se han desarrollado en ella variantes adaptativas tanto contingentes como convergentes (Cartmill, 1985; Coates *et al.*, 2007; Sustaita *et al.*, 2013).

Como ya se mencionó antes, aspectos encontrados en organismos vivientes resultan clave para hacer inferencias sobre organismos extintos, incluso en aquellos grupos fósiles cuyos linajes carecen de representantes actuales. Squamata ha sido utilizado con frecuencia para realizar interpretaciones paleontológicas con respecto a algunos grupos de sinápsidos, especialmente a los terápsidos no-mamíferos (ver por ejemplo: Hopson, 1995; Fröbisch y Reisz, 2009; Kummell y Frey, 2012, entre muchos otros). La elección de Squamata como uno de los referentes neontológicos se basa en el hecho de que estos grupos presentan una serie de características amniotas compartidas con Squamata. A esto se suma el hecho ya mencionado de que Squamata es uno de los grupos de reptiles vivientes más numerosos (Vitt y Pianka,

2003, 2014; Daza, 2014; Uetz, 2017) con gran variación de taxa disponibles para establecer comparaciones con los grupos fósiles. Debido a esto se consideró pertinente estudiar la osteología de la mano de un grupo de sinápsidos fósiles, los terocéfalos (Therapsida), sobre la base de un nuevo espécimen recientemente hallado proveniente de la cuenca de Karoo (Sudáfrica) que presenta una de sus manos excepcionalmente bien preservada. Esta aproximación permite analizar comparativamente la mano en linajes no cercanamente relacionados entre sí, interpretar homologías de las estructuras óseas de la mano, ampliar el potencial de los abordajes metodológicos propuestos, validar los protocolos de morfometría desarrollados y aumentar los alcances interpretativos de esta tesis.

Este estudio fue posible gracias una beca de movilidad mediante la cual GF pudo viajar a Sudáfrica visitando colecciones paleontológicas en Johannesburgo y Pretoria. La beca se enmarcó en un subsidio otorgado al paleontólogo Fernando Abdala por la Fundación Nacional de Investigación (*National Research Foundation, NRF*), Sudáfrica.

Resumen

En este capítulo se describió una mano excepcionalmente bien preservada correspondiente a un espécimen de *Tetracynodon* sp. (Therocephalia, Therapsida) datado para el Triásico temprano de Sudáfrica. Se realizó un estudio comparativo, cualitativo y cuantitativo, en el contexto de la variación de las manos de los terápsidos. Se estudió una muestra de 18 especímenes, representando un mínimo de 12 géneros incluyendo terocéfalos basales (Lycosuchidae y Scylacosauridae), y eu-terocéfalos (Akidnognathidae, Whaitsiidae y Baurioidea). De esta manera se consideró un rango temporal de 23 millones de años (desde el Wordiano al Anisiano) durante el Pérmico-Triásico.

A través de un análisis de componentes principales basado en las variables morfométricas de la mano, con el mismo protocolo usado para Squamata, se observa que: a) los metacarpales II, III y IV varían como un módulo, metacarpalia II, III y IV, mientras que los elementos mediales y laterales del metacarpo (metacarpales I y IV) son independientes; b) los huesos ulnar y radial, proximales del carpo, muestran variaciones contrastantes entre sí. Las morfologías de la mano representadas en el Pérmico y Triásico ocupan regiones diferentes en el morfoespacio. Este patrón de segregación sugiere una selección favorable de manos con metacarpales II a IV esbeltos, durante y después la extinción masiva Permo-Triásico. Se consideró la variabilidad del carpal distal V y se encontró que este carácter presenta mayor variación que la conocida previamente. Aunque típicamente se consideraba a este carpal distal como ausente en terocéfalos, el nuevo ejemplar de *Tetracynodon* manifiesta una condición distinta en la que se estima que el Cd V habría estado presente e individualizado pero constituido por cartílago en el adulto. La presencia de falanges ungueales robustas y proporcionalmente largas respecto a la longitud de los dedos en los dedos III y IV, sumado a falanges basales anchas, y falanges no ungueales cortas, sugieren fuertemente que *Tetracynodon* era un animal cavador. Esta inferencia apoya la idea de que la capacidad de cavar fue una estrategia importante para los taxa terrestres durante y después del evento de extinción del pérmico, dado que *Tetracynodon* representa uno de los pocos géneros pérmicos conocidos que sobrevivieron a tal evento.

Introducción

Los terocéfalos (Therocephalia) cuya etimología significa cabeza de bestia, constituyen un clado de Therapsida que tuvieron sus primeros representantes, los licosúquidos y los silacosáuridos, en el Pérmico Medio. Estas primeras formas eran animales depredadores de gran tamaño (Abdala, F. *et al.*, 2008, 2014b). Los primeros terocéfalos fueron reemplazados posteriormente por un grupo heterogéneo compuesto por formas insectívoro-carnívoras, de pequeño a mediano tamaño, (Huttenlocker, 2014; Huttenlocker and Sidor, 2016) durante el Pérmico tardío e incluso formas herbívoras en el Triásico (Kemp, 1983; Abdala *et al.*, 2014a). Los terocéfalos representan uno de los linajes que (junto con Dicynodontia y Cynodontia) sobrevivieron a las hostiles condiciones de la extinción masiva Pérmico-Triásica, extinguiéndose recién hacia el Triásico Medio tanto en Gondwana como Laurasia (Abdala, F. *et al.* 2014a; Huttenlocker, 2014; Liu y Abdala, 2015).

La extinción masiva del Pérmico-Triásico (que tuvo lugar hace unos 252 millones de años) es considerada el evento de pérdida de biodiversidad global más severo en la historia de la Tierra (Jablonsky, 2005; Roopnarine y Angielczyk, 2015). En ese periodo desaparecieron un 96 % de las especies marinas y un 70% de los vertebrados terrestres (Sahney y Benton, 2008). La mayoría de los estudios enfocados en los efectos de este evento se enfocaron en la vida marina. Los efectos sobre la biota terrestre han sido más difíciles de determinar dado que la estratigrafía rocosa en la tierra es menos completa. En este contexto solo dos cuencas sedimentarias han aportado fósiles relevantes y numerosos en este límite: la cuenca del Karoo de Sudáfrica y la cuenca de los Urales del Sur de Rusia.

Las condiciones ambientales en los ecosistemas terrestres post-extinción se interpretan como caracterizadas por altas temperaturas, mucha aridez (Sun *et al.*, 2012), bajas concentraciones de oxígeno y altas concentraciones de dióxido de carbono (Berner *et al.*, 2007) y un régimen de lluvias impredecible (Roopnarine y Angielczyk, 2015). En este contexto, la capacidad de cavar y habitar cuevas subterráneas se considera ventajoso para la supervivencia por dos razones principales (1) animales fosoriales son tolerantes a condiciones hipóxicas dado que la concentración de oxígeno es naturalmente baja en cuevas y por lo tanto, animales fosoriales pérmicos podrían haber estado fisiológicamente pre-adaptados a mantener su metabolismo en condiciones de bajos niveles de oxígeno (Huttenlocker y Farmer, 2017) y; (2)

las cuevas subterráneas proveen un ambiente fresco estable (debido a la propiedad de inercia térmica de la tierra) y más húmedo con respecto a la superficie (Kinlaw, 1999). Así, la vida en cámaras subterráneas provee protección valiosa en contra de las temperaturas elevadas y la aridez prevalente en el Triásico (Botha-Brink, 2017; Huttenlocker y Farmer, 2017).

Especímenes fósiles de Therapsida han sido encontrados en cuevas pequeñas y grandes en rocas terrestres del Triásico inferior de la cuenca del Karoo en Sudáfrica (Groenewald *et al.*, 2001; Modesto y Botha-Brink, 2010; Bordy *et al.*, 2011; Botha-Brink, 2017). Adicionalmente, algunos de ellos han mostrado características asociadas a la fosorialidad tales como patrones histológicos en la microestructura ósea (Botha-Brink *et al.*, 2012; Huttenlocker y Botha-Brink, 2014; Huttenlocker y Farmer, 2017), rasgos craneales (Cluver, 1978) y anatomía de los miembros (Cox, 1972; Cluver, 1978; Botha-Brink, 2017).

Los estudios evolutivos de los terápsidos (Therapsida) se han enfocado tradicionalmente en características craneanas y dentarias, mientras que el post-cráneo ha recibido mucha menos atención. Posiblemente esto se deba a sesgos en las colecciones paleontológicas, las cuales tienden a priorizar la colecta de cráneos y dientes. Adicionalmente, los elementos del post-cráneo suelen presentar la dificultad de que sólo a veces se preservan de manera articulada (Rubidge, 2013; capítulo 4).

La complejidad característica de las manos de Tetrapoda habría representado la base para un amplio rango de modificaciones en los Amniotas (Romer, 1956; Flower, 1885; Caldwell, *et al.*, 1995; Hopson, 1995; Polly y Hall, 2007; Gates y Middleton, 2007). En mamíferos por ejemplo, la mano ha permitido la evolución de un amplio rango de arquitecturas, que habilitaron la incursión en un igualmente amplio rango de condiciones físicas tales como las generadas por la locomoción en tierra, agua y aire (Carroll y Holmes, 2007; Shapiro *et al.*, 2007; Polly y Hall, 2007).

La mano en los terocéfalos presenta un carpo compuesto por una serie proximal formada por los huesos radial, ulnar e intermedio; una serie central compuesta por los huesos centrales lateral y medial y la serie de los carpales distales I a V. La región metacarpiana presenta los cinco huesos típicos de amniota y la fórmula falangeal es 2-3-3-3-3.

Un ejemplar perteneciente a Therocephalia de pequeño tamaño (61 mm de longitud craneal) fue recientemente encontrado en la granja Carlton Heights, en el distrito Pixley ka Seme, provincia del Cabo Norte, 1 Sudáfrica. El espécimen fue recuperado de un estrato de la formación Katberg perteneciente al Triásico temprano de la Zona de Ensamblaje:

Lystrosaurus. La preparación del espécimen reveló el cráneo y parte del post-cráneo y se identificó el ejemplar como perteneciente al género *Tetracynodon* (Apéndice 2).

El género *Tetracynodon* se conocía por dos especímenes datados para el Pérmico tardío y Triásico temprano. Junto con *Moschorhinus* y *Promoschorhynchus*, son los únicos tres géneros de terocéfalos que sobrevivieron a la extinción permo-triásica (Huttenlocker *et al.*, 2011, 2013), contribuyendo a la fauna triásica remanente.

El holotipo del género, correspondiente a *Tetracynodon darti*, fue descrito por Sigogneau (1963). Este ejemplar posee parte de una mano expuesta, es decir, visible en la roca que contiene al fósil, pero muchas de sus piezas están desplazadas respecto a su posición natural. Posteriormente, el género *Tetracynodon* fue re-evaluado desde perspectivas morfológicas y paleobiológicas (Sigurdson *et al.* 2012), sin embargo no se incluyó un análisis de la mano. El nuevo ejemplar aquí presentado exhibe una preservación prístina, incluyendo una mano completa y articulada que proporciona nueva evidencia sobre la anatomía de este taxón.

Estudios recientes se han enfocado en los elementos del autopodio en el contexto de su macroevolución en los terápsidos (Hopson, 1995; Kummell, 2009; Kummell y Frey 2012a, 2012b, 2014). Aquí se presenta un estudio extendido de la variación del autopodio dentro de uno de los linajes de Therapsida, los terocéfalos. Se describe la mano de *Tetracynodon* AM 3677 y se lo compara con aquella del espécimen holotipo *Tetracynodon darti*. Adicionalmente se desarrolla un relevamiento de la morfología de la mano en los terocéfalos y se investiga la variación en el morfoespacio, con base en medidas de la mano en un amplio rango de taxa pertenecientes a Therocephalia.

Materiales y Métodos

Muestra

Se incluyeron ejemplares depositados en las siguientes instituciones: **AM**: Albany Museum, Grahamstown, Sudáfrica; **BP**: Evolutionary Studies Institute, Universidad de Witwatersrand, Johannesburgo (antes conocida como Bernard Price Institute for Paleontological Research), Sudáfrica; **CGS**, Council for Geosciences, Pretoria, Sudáfrica; **NMQR**: National Museum, Bloemfontein, Sudáfrica; **NHMUK**, Natural History Museum, Londres, Inglaterra; **RC**, Rubidge collection, Wellwood, distrito de Graaff-Reinet, Sudáfrica; **SAM**, Iziko: South African Museum, Ciudad del Cabo, Sudáfrica; **TM**, Northern Flagship Institution: Transvaal Museum, Pretoria, Sudáfrica; **UCMP**, University of California Museum of Paleontology, Berkeley, Estados Unidos; **UMZC**, University Museum of Zoology, Cambridge, Inglaterra. En la Tabla 6.1 se muestra cada ejemplar estudiado con su respectiva información de colección.

Ejemplares estudiados

Tabla 6.1

Taxa	Ejemplar	Descripción del ejemplar
<i>Glanosuchus macrops</i>	CGS RS 424	Fourie y Rubidge, 2009
<i>Glanosuchus macrops</i>	SAM-PK-K7809	Fourie y Rubidge, 2009
cf. Scylacosauridae	BP/1/7655	Attridge, 1956
<i>Ictidosuchoides</i> sp.	BP/1/2294	Attridge, 1956
<i>Ictidosuchoides</i> sp.	BP/1/4092	Attridge, 1956
<i>Ictidosuchoides</i> sp.	CGS CM 86-655	Attridge, 1956
<i>Scaloposaurus constrictus</i>	NMQR 3323	Attridge, 1956
<i>Microgomphodon oligocynus</i>	SAM-PK-K10160	Abdala, F. <i>et al.</i> 2014a
<i>Mirotenthes digitipes</i>	UCMP 40467	Attridge, 1956

<i>Olivierosuchus parringtoni</i>	BP/1/3849	Fourie y Rubidge, 2007; Botha-Brink y Modesto, 2011
<i>Olivierosuchus parringtoni</i>	BP/1/3973	Fourie y Rubidge, 2007; Botha-Brink y Modesto, 2011
<i>Tetracynodon</i>	AM 3677	Este trabajo
<i>Tetracynodon darti</i>	BP/1/2710	Sigogneau, 1963
<i>Theriognathus microps</i>	NHMUK R5694	Boonstra, 1934
<i>Theriognathus microps</i>	NMQR 3375	Boonstra, 1934
<i>Zorillodontops gracilis</i>	SAM-PK-K1392	Cluver, 1969
<i>Eriolacerta parva</i>	UMZC T 369	Watson, 1931
cf. <i>Eriolacerta</i>	BP/1/5895	Damiani <i>et al.</i> , 2003a
Baurioidea basal	NMQR 402	--
Therocephalia indeterminado	BP/1/6228	--
Therocephalia indeterminado juvenil	UCMP 40467	--
Therocephalia indeterminado juvenil	BP/1/6163.	---

Tabla 6.1: En la tabla se muestra a los taxa incluidos en este capítulo, junto con su número e identificación institucional. Adicionalmente se lista literatura que incluye descripciones de los ejemplares.

Toma de Datos

Datos cualitativos. Se describió detalladamente la mano de *Tetracynodon* AM 3677. Se tuvieron en cuenta los componentes preservados, su forma, su tamaño relativo y su arreglo espacial. Se comparó el ejemplar AM 3677 con la mano del holotipo de *Tetracynodon darti*

(BP/1/2710). Adicionalmente se relevó la frecuencia de ocurrencia del carpal distal 5 dentro de una muestra selecta de terocéfalos. Para las descripciones se tuvo en cuenta las tres regiones de la mano (carpo, metacarpo y falanges)

Datos morfométricos. Se midieron variables morfométricas de la mano de cada uno de los especímenes considerados (Tabla 6.1) teniendo en cuenta las mismas variables elegidas para la construcción de la matriz morfométrica correspondiente a la mano de *Squamata*. Esto es, se consideraron las longitudes próximo-distales (largo) y latero-mediales (ancho) de todos los huesos de mano disponibles en cada ejemplar. En el caso del ancho de los metacarpales y falanges, la medida se tomó en la porción central de los huesos. Cada una de las medidas fue tomada tres veces, se promediaron los valores y se retuvo el valor promedio. Las medidas se tomaron en la mano disponible (ya sea la derecha o la izquierda) y en la superficie disponible (dorsal o ventral) de los ejemplares considerados. Con estos datos se construyó una matriz de la mano de *Therocephalia*.

Análisis de datos

Análisis de datos cualitativos

Se esquematizaron patrones de arreglo espacial de las líneas carpometacarpal y metacarpo falangeales. Estas son líneas virtuales formadas por las series de articulaciones carpo-metacarpales y metacarpo-falangeales de cada uno de los rayos de la mano.

Análisis de datos morfométricos (Fig. 6.1):

1) Comparaciones intrínsecas de un hueso: Se eligió calcular la relación entre el largo y ancho del Mc I ($\text{Largo Mc I} / \text{Ancho} / \text{McI}$). Este hueso fue seleccionado dada su relativamente alta variabilidad en la muestra.

2) Comparaciones intrínsecas de las longitudes de las distintas piezas en un **rayo**. Se comparó la longitud del metacarpal Mc III y la falange basal III (BP3) respecto de su longitud total. La longitud de los huesos largos fue sumada y posteriormente se calculó la proporción de cada uno de los huesos respecto de la suma. Estos huesos fueron seleccionados dada su relativamente alta frecuencia de preservación en la muestra.

3) Comparaciones intrínsecas de una región de la mano. Las regiones de la mano están delimitadas por la ubicación de las piezas según el eje próximo-distal, de manera que se compone de elementos adyacentes delimitados según su ubicación en el eje (Wagner *et al.*,

2007): Se consideró la región metacarpal y se compararon las relaciones: Largo del McIII / largo del McII y largo del McIV / largo del McI.

4) El esqueleto de la mano como un todo: en este caso se consideraron los ejes próximo-distal y latero-medial.

Con el fin del reducir la variabilidad del set de datos y simplificar la organización de las variables, se usó la matriz que incluye variables morfométricas para desarrollar un análisis de componentes principales (PCA; Capítulo 4). Este análisis no admite entradas faltantes en el conjunto de datos, lo que implica una gran dificultad para trabajos con muestras paleontológicas. Sin embargo, es posible reemplazar las entradas faltantes por la media aritmética de todos los valores que toma una variable dada para todos los ejemplares considerados. Con esta sustitución es posible realizar el PCA sin eliminar variables o especímenes, aunque aplicar esta estrategia podría resultar en un desplazamiento de los especímenes hacia el centro del morfoespacio construido. El morfoespacio que aquí se presenta es un subconjunto de la matriz principal. Este subconjunto fue escogido con el fin de minimizar los datos faltantes en la matriz, eliminando aquellas variables con muchos de ellos. Adicionalmente, sobre el morfoespacio obtenido se mapeó gráficamente el periodo geológico de pertenencia de cada espécimen. Todos los cálculos y análisis fueron implementados en el ambiente estadístico R (R Development Core Team, 2011).

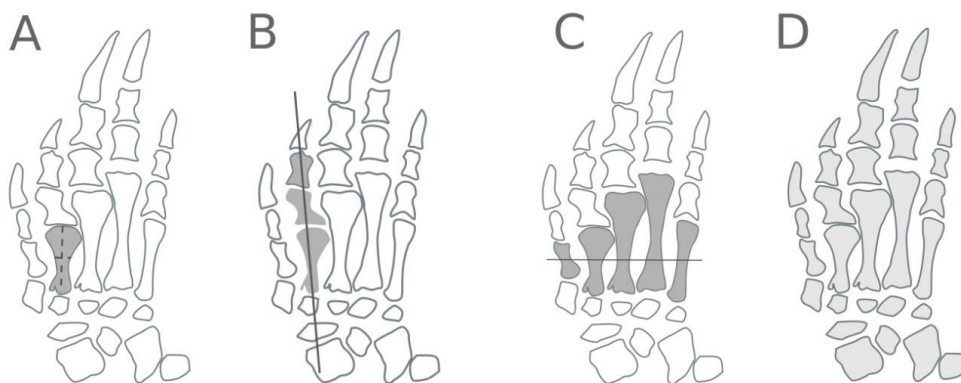


Fig. 6.1: Esquema general de los diversos criterios de análisis abordados. **A.** Comparación de las proporciones intrínsecas en un único hueso; **B.** Comparación de la longitud de los segmentos en un único rayo; **C:** Comparación dentro de las regiones de la mano: en el ejemplo gráfico se muestra el metacarpo; **D.** La mano como un todo, considerando ambos ejes de arreglo espacial (línea de puntos).

Resultados

Descripción de la mano del espécimen AM 3677 (Tetracynodon sp.)

El esqueleto de la mano derecha de AM 3677 está prácticamente completo con su vista dorsal expuesta y visible (Fig. 6.2). Las piezas preservadas son el radial, el ulna, el pisiforme, los centrales medial y lateral y los carpales distales I a IV. Los metacarpales y los dedos están completos y articulados. La fórmula falangeal es 2-3-3-3-3.

El ulnar es un hueso de forma rectangular en vista dorsal con un adelgazamiento leve en su porción dorsal. Está próximo-distalmente elongado, mostrando una concavidad pronunciada en su porción central. El central lateral está localizado *disto*-medialmente respecto del ulnar, tiene forma rectangular. Su ancho equivale a la mitad del tamaño del ulnar y aproximadamente un tercio del ancho del radial. El radial es dorsalmente convexo y es $\frac{1}{3}$ más corto que el ulnar. Su margen medial es levemente más corto que el lateral. No existe contacto entre el ulnar y el radial. El pisiforme es circular en vista dorsal y contacta con el margen próximo-lateral del ulnar. La longitud próximo-distal del pisiforme equivale a la mitad de la longitud próximo-distal del ulnar. El central medial es una pieza rectangular con su eje mayor orientado perpendicularmente al eje próximo-distal de la mano. Tiene un ancho similar al ancho del radial y es próximo-distalmente el elemento más corto de las series carpales proximal y central.

El carpal distal I es el elemento más grande de la serie de los carpales. Es un hueso de forma rectangular con su eje mayor orientado paralelamente respecto el eje próximo-distal de la mano. Muestra una superficie dorsal particularmente plana. El carpal distal II está sutilmente desplazado de la posición esperada. Su superficie dorsal es aparentemente cuadrangular. Los carpales distales III y IV son los más pequeños de la región carpiana. El carpal distal IV tiene forma cuadrangular y superficie plana. Es el segundo hueso más grande entre los carpales distales. En la región metacarpal se observa un alargamiento progresivo de los metacarpales de I a IV (Fig. 6.3.A). El metacarpal V es más corto que el Mc IV. Su longitud se encuentra entre el Mc II y el Mc III. El extremo distal de los metacarpales es más ancho que el extremo proximal.

El arco formado por las articulaciones entre los carpales distales y los metacarpales (línea carpometacarpal) crece gradualmente desde el rayo II con su pico máximo en el rayo

IV, mientras que la articulación entre el carpal distal I y el Mc I está desplazada distalmente (Fig. 6.3.A). Las falanges basales presentan longitudes similares entre sí. Tienen forma rectangular en vista dorsal, son cortas y robustas. Su eje mayor está orientado de manera paralela respecto al eje del rayo. La superficie de las falanges es convexa en vista dorsal y de aspecto suave. Los extremos proximales de estos huesos son sutilmente más anchos que los extremos distales respectivos.

El arco formado por la serie de articulaciones entre los metacarpales y las falanges basales en un rayo (línea metacarpo-falangeal) tiene una curva que aumenta de manera continua desde el rayo I al IV y luego disminuye desde el rayo IV al V. Cada articulación metacarpo-falangeal presenta una superficie articular aparentemente convexa de las epífisis de los metacarpales y una superficie articular aparentemente cóncava en el extremo proximal de las falanges basales, formando una articulación de tipo rodillo (Kümmell y Frey, 2012a).

Las segundas falanges tienen la forma de un reloj de arena. La articulación interfalangeal basal es de tipo elipsoide comprimida. Las falanges intermedias de los dedos II a V son sub-iguales, excepto la correspondiente al dedo IV, que es más corta. La segunda falange del dedo I es la ungueal (recordar que la fórmula falangeal es 2-3-3-3-3).

Entre las falanges ungueales, la del dedo I es la más corta. Las falanges ungueales sucesivas toman longitudes respectivamente crecientes siguiendo el orden: $I < II < V < IV < III$, siendo la falange ungueal del dedo III extraordinariamente larga. Las falanges ungueales articulan con las falanges intermedias (dedo II a V) y con la basal (dedo I) aparentemente mediante una articulación de tipo bisagra, con la porción proximal de la falange ungueal superpuesta en el margen dorso-distal de las falanges proximales correspondientes. Las falanges ungueales están lateralmente comprimidas y presentan el arco dorsalmente curvado (Fig. 6.2.B).

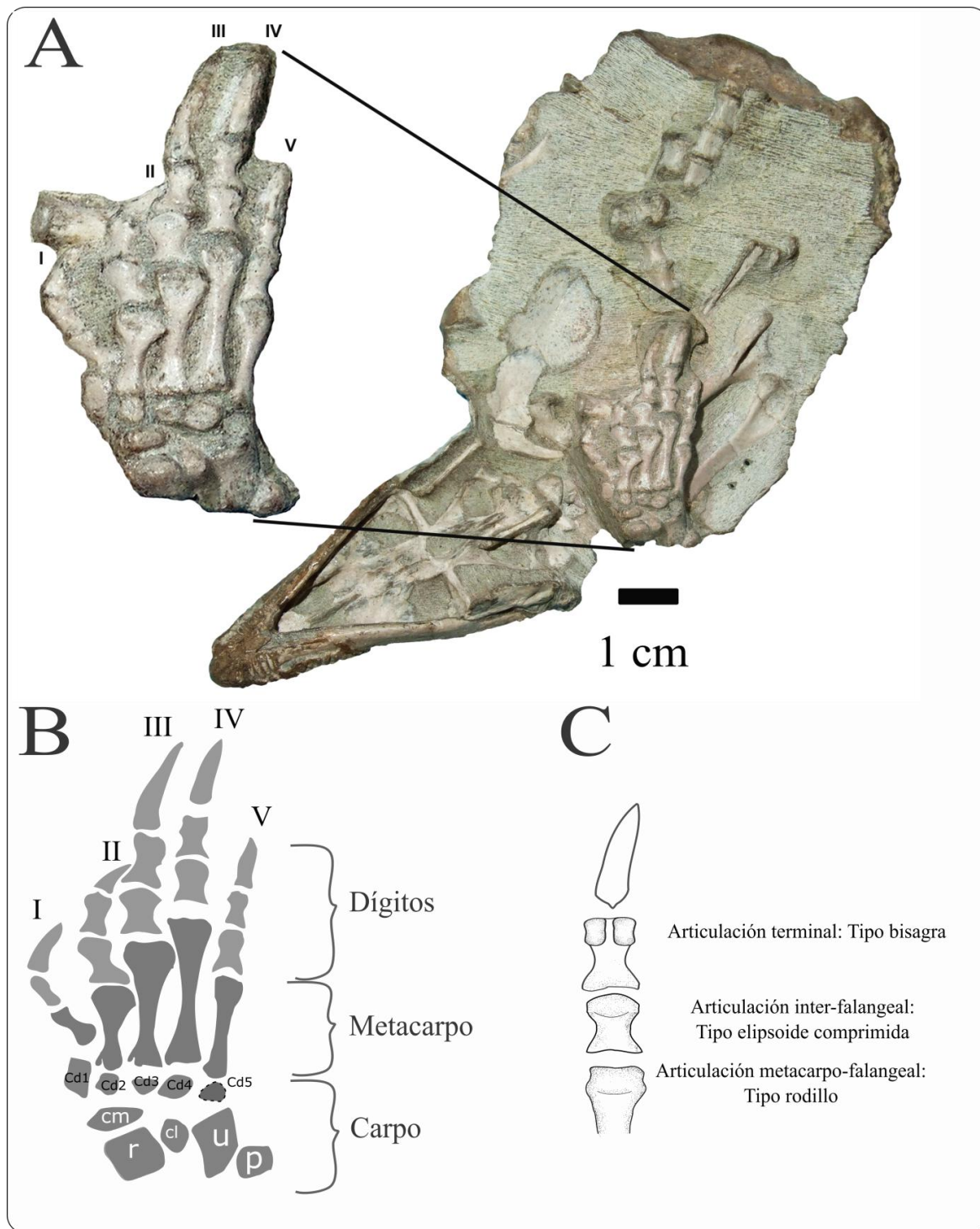


Fig. 6.2: *Tetracynodon* AM 3677. **A.** Derecha: Fotografía del ejemplar *Tetracynodon* AM 3677 en vista ventral exhibiendo su mano derecha en vista dorsal. Izquierda: Mano de *Tetracynodon* AM 3677 agrandada. Los rayos de la mano se indican con números romanos. **B.** Esquema de la mano derecha de *Tetracynodon* AM 3677 en vista dorsal con identificaci3n de sus piezas 3seas. **C.** Esquema de los tipos de articulaci3n inferidos. Abreviaturas: **r**: radial;

u: ulnar; **p:** pisiforme; **cl:** central lateral; **cm:** central medial; **Cd1:** carpal distal I; **Cd2:** carpal distal II; **Dc3:** carpal distal III; **Cd4:** carpal distal IV; **Cd5:** carpal distal V.

Comparación entre el espécimen AM 3677 con la mano del holotipo de Tetracynodon darti

El holotipo de *Tetracynodon darti* (BP/1/2710) preserva parte de la mano que fue descrita por Sigogneau (1963). Aquí se interpreta al mismo ejemplar en comparación con la descripción ofrecida por Sigogneau (1963). La pieza interpretada por esta autora como el ulnar parece ser el radial y *vice versa*. Ella etiquetó un gran hueso localizado frente al radial y al ulnar como un intermedio (Sigogneau, 1963: figure 4A), pero en esta descripción menciona que el intermedio se localiza distalmente respecto al ulnar y al radial, en coincidencia con el hueso que aquí se interpreta como el intermedio. En el ejemplar holotipo BP/1/2710, el carpal distal I es un hueso rectangular y claramente más elongado próximo-distalmente en comparación con el ejemplar AM 3677 (Fig. 6.5). De esta manera, en ambos especímenes el extremo proximal del Mc I se sitúa más distalmente que los demás metacarpales (ver Fig. 6.3A). El carpal distal V está ausente tanto en AM 3677 como en BP/1/2710, sin embargo en ambos especímenes existe un espacio vacío lo suficientemente grande entre el ulnar y el Mc V como para alojar un carpal distal V. El carpal distal I es el más grande de los carpales distales en ambos ejemplares. La relación entre las longitudes del Mc IV y el McV es similar en ambos ejemplares. La falange ungueal del dedo I parece ser más larga que las falanges intermedias de los demás dedos en ambos ejemplares. En ambos especímenes de *Tetracynodon* existe un ensanchamiento pronunciado de los extremos distales de los distales de los Mc II y III. Al comparar el ulnar resaltan algunas diferencias notables entre ambos ejemplares, aunque la identificación aquí propuesta en BP/1/2710 es tentativa, dado que se interpreta que esta pieza ha rotado 180° respecto de su posición en el animal vivo. La mano de BP/1/2710 está preparada en vista dorsal, sin embargo se considera aquí que el ulnar está expuesto en vista ventral por un artefacto de la preservación. Una diferencia importante es que el ulnar de BP/1/2710 parece ser comparativamente más largo que el elemento equivalente en AM 3677.

Patrones de arreglo espacial: líneas carpo-metacarpal y metacarpo falangeal

En casi todos los ejemplares que se muestran en la Figura 6.3, la articulación más distal de la línea carpo-metacarpal corresponde a la articulación del primer rayo. En *Glanosuchus* sin embargo, la más distal es la tercera (Fig. 6.3.C). La articulación metacarpo

falangeal más distal es la correspondiente al rayo IV y la más proximal es la correspondiente al primer rayo.

En *Tetracynodon* (Fig. 6.3A), el arco formado por las articulaciones metacarpo falangeal muestra un desplazamiento distal pronunciado del carpal distal I. Las articulaciones carpo-metacarpales, desde el segundo y hasta el cuarto dedo, están alineadas en una línea recta perpendicular al eje longitudinal de la mano. En *Olivierosuchus* (Fig. 6.3B) el patrón es similar al de *Tetracynodon*, sin embargo el McV está localizado más proximalmente. En *Glanosuchus* (Fig. 6.3.C) el arco crece gradualmente desde el la articulación del rayo uno hacia la articulación del rayo III. El desplazamiento proximal del carpal distal I es particularmente pronunciado en *Theriognathus*, mientras que la disposición más distal de la línea metacarpo-falangeal es en el dedo IV (Fig. 6.3D). En *Theriognathus* la línea metacarpo-falangeal crece gradualmente desde la primera articulación hacia la cuarta y luego decrece hasta el quinto rayo (Fig. 6.3D). Las líneas de carpo-metacarpales y metacarpo-falangeales se muestran en la Figura 6.3 ejemplificadas con el *Gorgonopsia* BP/1/1210 (Fig. 6.3E) y el cinodonte basal *Procynosuchus* (Fig. 6.3F), en el que el desplazamiento de la primera articulación carpo-metacarpal está también presente. En *Tetracynodon* y *Theriognathus* la línea metacarpo-falangeal crece de manera más o menos gradual desde el primer al cuarto rayo, y luego decrece hacia el quinto (Fig. 6.3. A,D). En *Olivierosuchus* el arco crece gradualmente del primero al tercer rayo, sin más crecimiento hasta el cuarto rayo y luego disminuye hasta el quinto rayo (Fig. 6.3.B). En *Glanosuchus* casi no hay cambio entre las longitudes del primer y segundo metacarpal, salvo una entre el segundo y tercer metacarpal, cuya diferencia es notable (Fig. 6.3.C). La longitud de los metacarpales continúa aumentando hasta el cuarto elemento y luego disminuye hacia el quinto. En contraste con el patrón aparente en terocéfalos, el *Gorgonopsia* BP / 1/1210 presenta una pequeña diferencia entre el segundo y tercer elemento, mientras que los metacarpales tercero y cuarto tienen la misma longitud y hay un pequeño decrecimiento hacia el quinto metacarpal (Fig. 6.3E). El cinodonte basal *Procynosuchus* muestra una línea metacarpo-falangeal menos escalonada en la que los metacarpales I a IV son similares en longitud y el quinto elementos es ligeramente más corto (Fig. 6.3F).

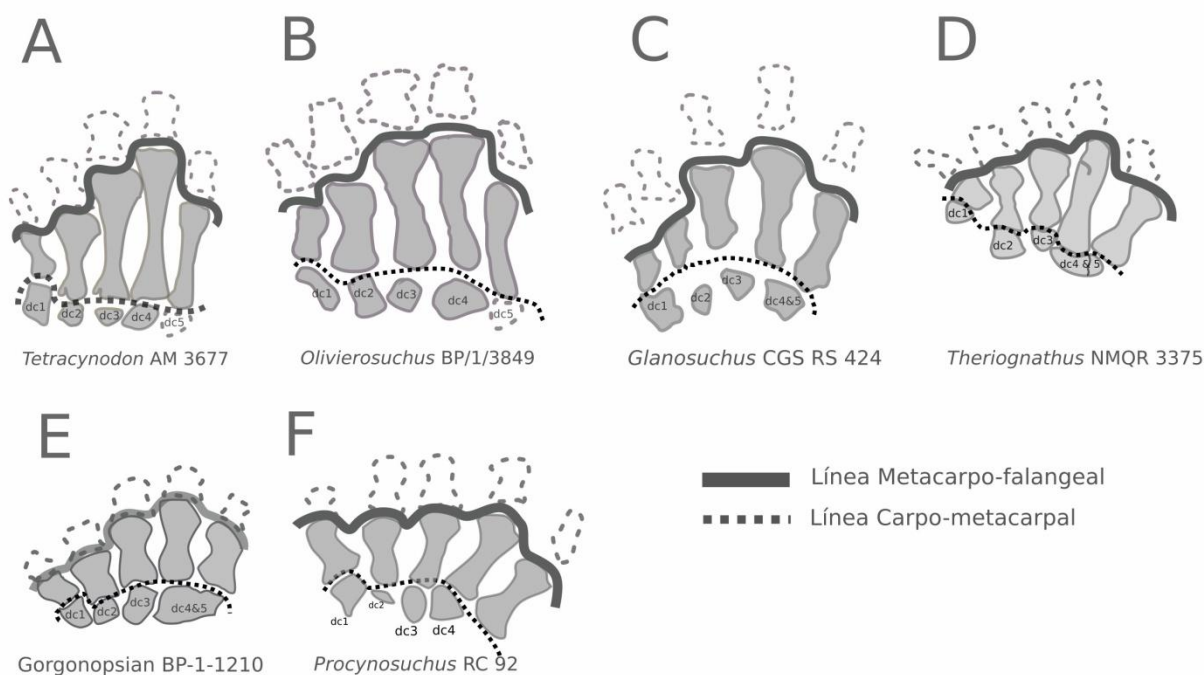


Fig. 6.3. Esquema de las líneas carpo-metacarpal y metacarpo-falangeal en diferentes terápsidos: **A.** *Tetracynodon* AM 3677 **B.** *Olivierosuchus* BP/1/13849; **C.** *Glanosuchus* SAM PK 7809; **D.** *Theriognathus* NHMUK R 5694; **E.** Gorgonopsia indeterminado. BP/1/1210; **F.** *Procynosuchus* RC 92. Esquemas **A-F** no están a escala. Abreviaturas. **dcI**: carpal distal I; **dcII**: carpal distal II; **dcIII**: carpal distal III; **dcIV**: carpal distal IV; **dc V**: carpal distal V; **dc IV & V**, carpales distales IV y V fusionado.

Datos morfométricos: Comparaciones intrínsecas de un hueso

Morfología del carpal I

Existe una tendencia a la bimodalidad en la relación largo/ancho del carpal distal I ($\text{Longitud CdI} / \text{ancho CdI} = \text{índice del carpal I}$), pero los valores son altamente variables para especímenes del mismo taxón como ocurre en *Tetracynodon* y *Olivierosuchus* (Fig. 6.4). *Glanosuchus* presenta su índice del carpal I con un valor cercano a uno (es decir, es isodiamétrico), y en el otro extremo, *Olivierosuchus* BP / 1/3973 y *Tetracynodon* BP / 1/2710 tienen un carpal distal I alargado, mostrando un valor alto del índice. El género *Tetracynodon* exhibe una gran variación entre sus ejemplares, siendo el carpal distal del ejemplar BP / 1/2710 proporcionalmente más largo que AM 3677.

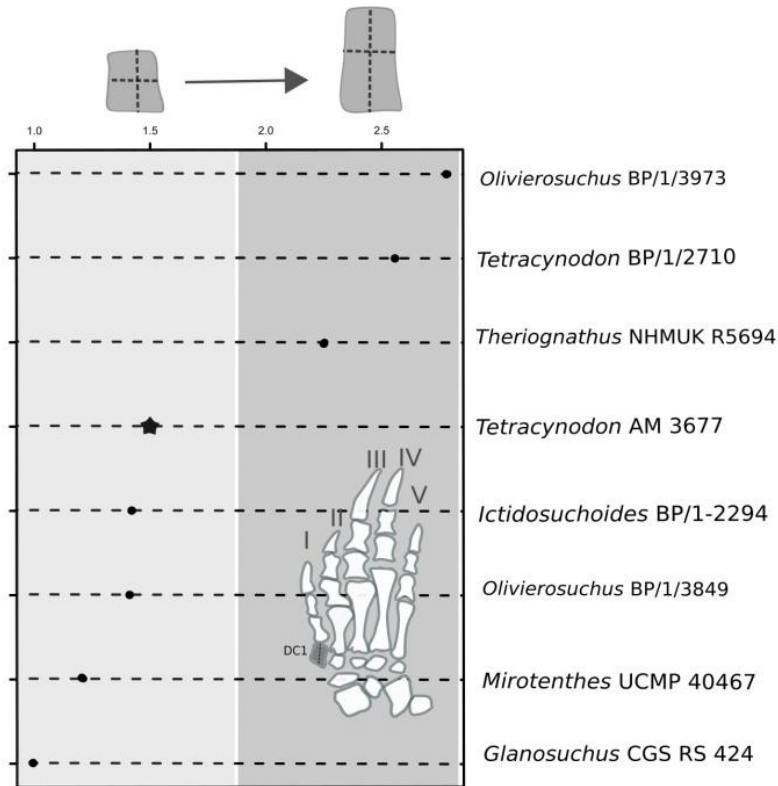


Fig. 6.4. Relación intrínseca del primer carpal distal (longitud del carpal distal I / ancho del carpal distal I) de *Therocephalia*. La estrella representa el valor del ejemplar focal *Tetracynodon* AM 3677.

Datos morfométricos: Comparaciones intrínseca de las longitudes de las distintas piezas en un rayo

Relación entre las longitudes del metacarpal III y la falange basal III.

En todos los *Therocephalia* estudiados, la longitud del McIII representa al menos el 50% de la longitud obtenida al sumar las longitudes del McIII y la falange basal III y, en la mayoría de los casos, la longitud de este elemento contribuye con más del 60% de la longitud total. En la mayoría de los ejemplares, la longitud de la falange basal representa más del 30% de la longitud combinada de los dos huesos (Fig. 6.5). El metacarpal relativamente más corto (apenas un poco más del 50% de las longitudes combinadas) se presentan en *Mirotenthes* y en BP / 1/6228. En el caso de *Mirotenthes*, debe tenerse en cuenta que McIII está muy deformado y dorso-ventralmente aplastado. Los metacarpales relativamente más largos están

representados por *Olivierosuchus* BP / 1/3849 y dos miembros de Baurioidea: *Tetracynodon* AM 3677 y *Microgomphodon* SAM PK 10160. En estos ejemplos el metacarpiano representa el 70% o más de la longitud combinada de los elementos.

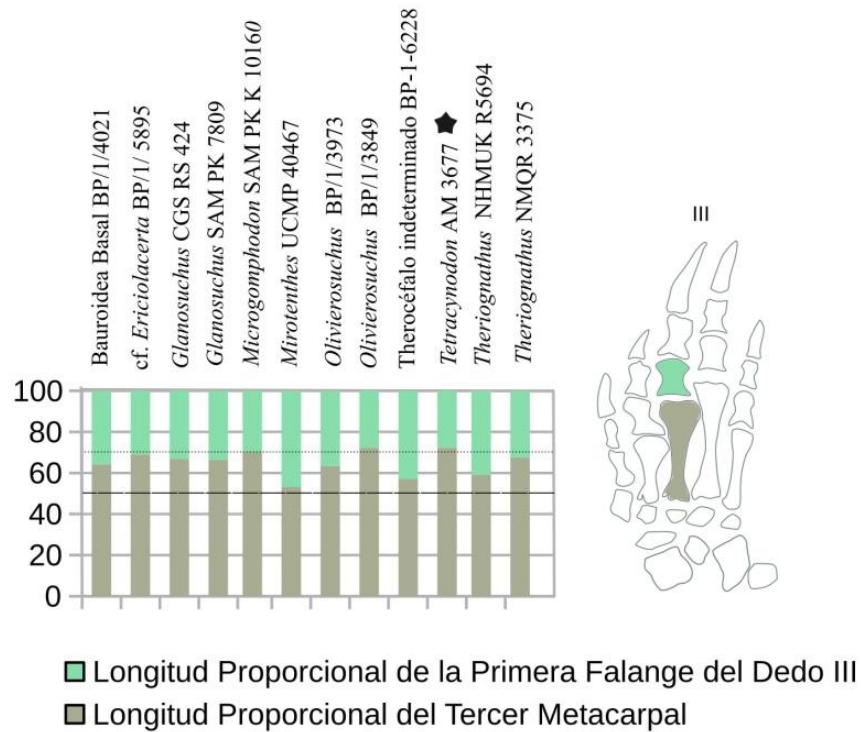


Fig. 6.5. Longitudes relativas del metacarpal y falange basal del rayo III. El gráfico muestra la longitud de cada uno de estos huesos como un porcentaje de la longitud total obtenida al sumar ambos. La línea de puntos indica el límite superior de la longitud de los metacarpales (70 %) entre *Therocephalia* y la línea de guiones indica el límite inferior (50%). La estrella representa el valor del ejemplar focal *Tetracynodon* AM 3677.

Comparaciones Intrínsecas de las Regiones de la Mano

Longitudes relativas de los metacarpales

Cuando se conserva el metacarpo completo, el elemento más largo es siempre McIV y McI el más corto, siendo el segundo más corto, el McII. El tercer hueso más largo es McV en *Tetracynodon* AM 3677 (Fig. 6.6B), *Glanosuchus* SAM PK 7809 (Figura 6.6A) y el

Baurioidea BP / 1/4021 basal (Fig. 6.6C). Por el contrario, el tercer metacarpal más largo de *Theriognathus* es el McIII (Fig. 6.6E). En *Ictidosuchoides* y *Olivierosuchus*, los metacarpales III y V son sub-iguales (Fig. 6.6C, D). Se observan grandes diferencias en los ejemplares de *Theriognathus* considerados, con NHMUK R5694 mostrando más contraste entre las longitudes de los metacarpales II a IV (Fig. 6.6E). El otro ejemplar de *Theriognathus* (NMQR 3375) exhibe el único caso de la muestra que presenta pequeñas diferencias en las longitudes de los metacarpales, patrón conocido como ecualización metacarpal (Hopson, 1995).

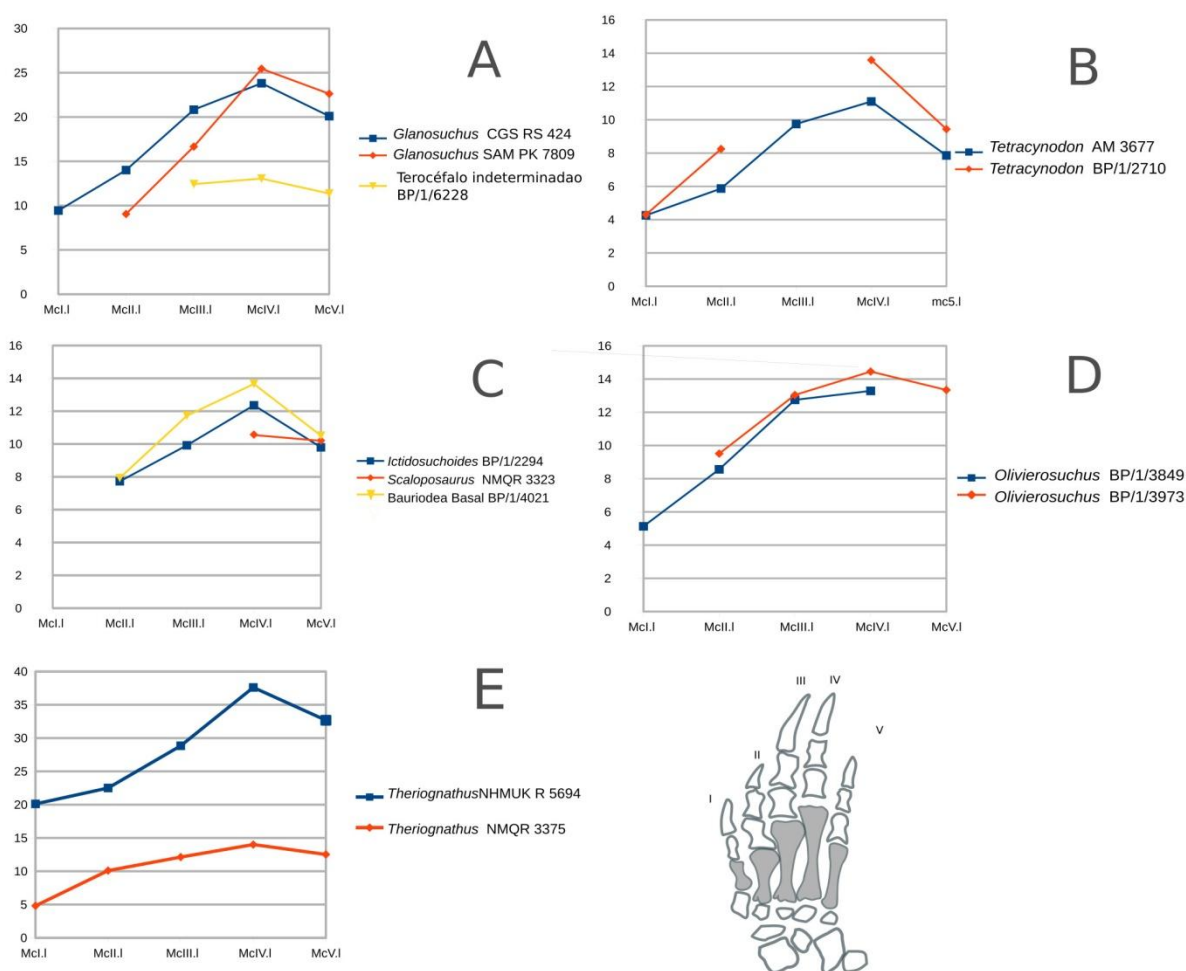


Fig. 6.6. Longitudes absolutas en mm de cada metacarpal en géneros de Therocephalia. **A.** *Glanosuchus* y un terocéfaló indeterminado; **B.** *Tetracynodon*; **C.** Baurioidea; **D.** *Olivierosuchus*; **E.** *Theriognathus*.

Índice Metacarpal IV/Metacarpal I.

Este índice se obtiene al dividir la longitud de McIV en la longitud del McI. Los valores en orden creciente del índice metacarpiano IV / I pueden clasificarse en tres niveles. Los ejemplares en el nivel más bajo, con valores de 1,8 a 2,2 son *Theriognathus* NHMUK R5694 y *Microgomphodon* SAM-PK-K10160. Los ejemplares en el nivel intermedio con valores situados entre 2,4 y 2,6 son *Glanosuchus* CGS RS424, *Mirotenthes* UCMP 40467 y *Tetracynodon* AM 3377. Los ejemplares en el nivel más alto, con valores entre 2,8 y 3,2 son *Theriognathus* NMQR 3375, cf. *Eriolacerta* BP / 1/5895, el terocéfalo no determinado BP/1/6163 y *Tetracynodon* BP/1/2710. En algunos casos hay variaciones notables en los valores de los ejemplares que representan al mismo género. Ejemplos de esto son *Tetracynodon* y, más notablemente, *Theriognathus*.

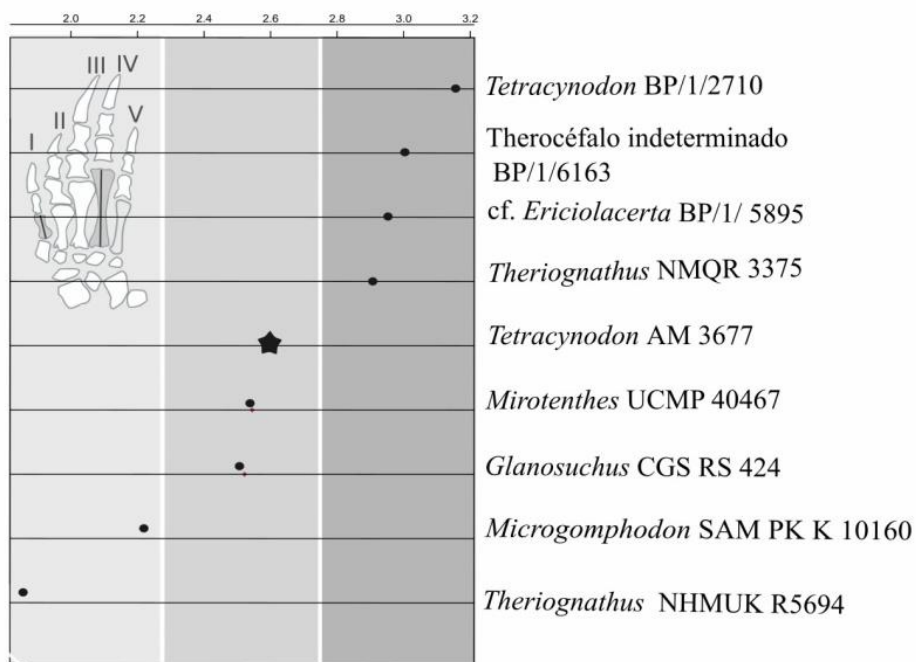


Fig. 6.7. Relación entre las longitudes de los metacarpales IV y I. Los diferentes ejemplares de *Tetracynodon* y *Theriognathus* presentan diferentes valores en este índice. La estrella representa el valor del ejemplar focal *Tetracynodon* AM 3677.

Índice Metacarpal III/ Metacarpal II.

Se obtiene dividiendo la longitud de McIII en la longitud de McII. El valor obtenido a partir de un único ejemplar se muestra como una línea en el gráfico (Fig. 6.8). Siempre que estuvieron disponibles dos o más ejemplares, los valores están representados por un diagrama de caja. Los géneros se ordenan a lo largo del eje X según valores del índice en sentido creciente. La estrella representa el valor para *Tetracynodon* AM 3677.

Los valores ordenados se pueden clasificar en tres niveles. Los géneros con valores del índice de 1,2 a 1,3 son *Theriognathus*, *Ictidosuchoides*, *Microgomphodon*, *Tetracynodon* y *Mirotenthes*. Los géneros en el segundo nivel con valores alrededor de 1,5 son *Olivierosuchus*, cf. *Scylacosauridae*, el Baurioidea basal y el terocéfalo no-determinado *Therocephalia* UCMP 7895. Los géneros en el tercer grupo con valores alrededor de 1,7 son *Glanosuchus* y cf. *Eriolacerta*. *Glanosuchus* exhibe una variación relativamente grande entre los especímenes (1,4 a 1,8).

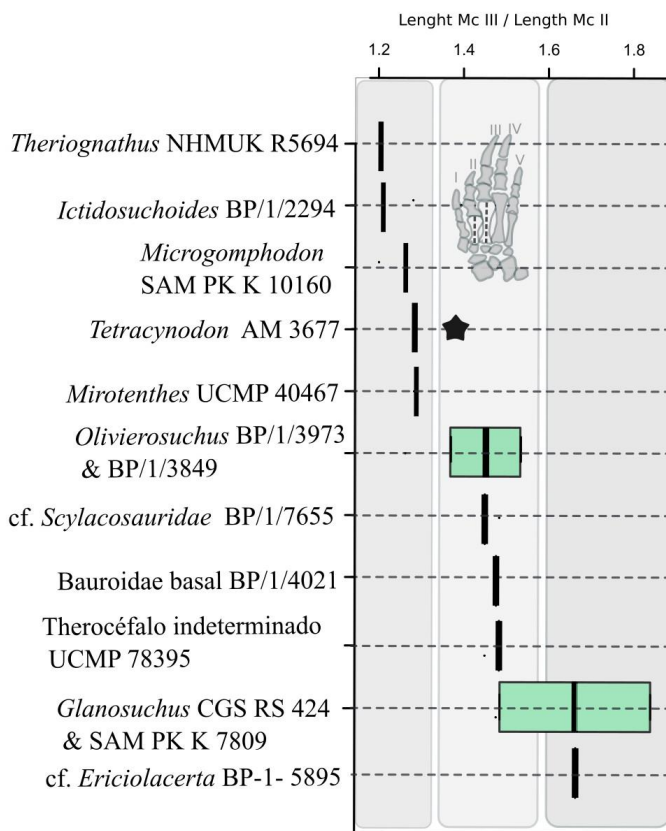


Fig. 6.8. Relación entre las longitudes de los metacarpales III y II. Los géneros están ordenado según sus valores en sentido ascendente. En los casos en que la información derivó de más de un ejemplar, se muestra un diagrama de cajas. La estrella representa el valor del ejemplar focal *Tetracynodon* AM 3677.

El esqueleto de la mano como un todo: El morfoespacio de manos de Terocéfalos

Los dos primeros ejes en el morfoespacio (PC1 y PC2) derivados del análisis del componentes principales, representan sólo un 50% de la variación morfométrica (34% y 16% respectivamente). Adicionalmente el análisis reportó altas correlaciones entre las variables originales y las sintéticas. Este hecho se muestra gráficamente como vectores largos en la Fig. 6.9B (véase también la Tabla 6.1). El primer eje (PC1) y el segundo eje (PC2) representan respectivamente el 34% y el 16% de la variabilidad explicada. La mayor parte de los ejemplares se distribuye sobre el PC 1 con una valor absoluto bajo de PC 2 (Fig. 6.9A). Excepcionalmente, el *Microgomphodon* SAM PK K 10160 está lejos del eje PC 1 que alcanza el mayor valor en PC2 (coordenadas de fila = -0,34; 0,30), mientras que cf. *Ericiolacerta* BP / 1/5895 está también lejos de PC1, con el valor más bajo de PC 2 (coordenadas de fila = -1,13; -0,39). El PC 1 separa dos grupos principales categorizados por su periodo geológico de origen: entre cero y los valores negativos se colocan todos los especímenes triásicos y entre cero y los positivos los pérmicos (ver polígonos mínimos dibujados sobre los especímenes en la figura 6.9A). Las principales variables que contribuyen a la separación entre estos grupos temporales son el ancho del radial, la longitud del McIV, la longitud del McIII; la longitud de McV, la longitud del carpal distal IV y la longitud del McII. Las manos de los terocéfalos del Pérmico se caracterizan por metacarpales II y IV cortos, mientras que en el Triásico los huesos son más largos (Fig. 6.9B).

Las formas triásicas están ampliamente distribuidas a lo largo de un gradiente sobre el PC2. En un extremo de este eje se sitúa *Microgomphodon* SAM PK K 10160 del Triásico Medio, con un ulnar largo y un McV ancho. En el extremo opuesto del gradiente, cf. *Ericiolacerta* BP / 1/5895 muestra una larga falange basal IV y un radial ancho. Las formas del pérmico se distribuyen principalmente en un gradiente sobre PC1. En un extremo está *Theriognathus* NMQR 3375, caracterizado por valores intermedios de la longitud del ulnar y

[illegible]

Tabla 6.1

Variable	PC1 (34%)	PC2 (16%)
Longitud del metacarpal IV	-0.483	0.028
Longitud del metacarpal III	-0.478	0.018
Longitud del radial	-0.309	0.599
Ancho del carpal distal IV	0.289	0.034
Longitud del metacarpal V	-0.282	-0.004
Longitud del metacarpal II	-0.243	-0.162

Longitud de la falange I del dedo III	0.180	0.145
Longitud del carpal distal IV	0.171	0.086
Longitud de la falange I del dedo IV	-0.138	0.259
Ancho del metacarpal II	0.134	0.024
Longitud del ulnar	-0.127	-0.436
Ancho del metacarpal I	0.121	-0.010
Longitud de la falange I del dedo V	-0.113	-0.126
Ancho del ulnar	-0.107	0.023
Longitud de la falange I del dedo I	0.106	0.101
Ancho de la falange I del dedo III	0.106	0.040
Longitud del metacarpal I	0.100	0.050
Ancho del radial	-0.093	-0.179
Ancho de la falange I del dedo V	-0.092	-0.187
Ancho de la falange I del dedo II	0.082	-0.005
Ancho de la falange I del dedo IV	0.074	0.295
Ancho del metacarpal III	0.049	-0.060
Ancho de la falange I del dedo I	0.034	0.31
Longitud de la falange I del dedo II	-0.027	-0.022
Ancho del metacarpal IV	0.026	-0.013
Ancho del metacarpal V	0.004	-0.200

Tabla 6.1. Correlación (*loadings*) de cada variable original considerada en el PCA con las variables sintéticas generadas (PC1 y PC2). Las variables están ordenadas en sentido descendente según su correlación en valor absoluto con el PC1. Se indica la variabilidad captada por cada uno de los ejes sintéticos.

Discusión

Variaciones morfológicas en Therocephalia

La mano de los terocéfalos exhibe una amplia variabilidad, que se evidencia especialmente en la longitud relativa de los metacarpales, ulnar, radial y carpal distal IV y en el ancho del radial (Fig. 6.9B). La mano de los ejemplares de *Tetracynodon* ocupa una posición extrema en el morfoespacio con respecto al PC1. Esta zona del morfoespacio presenta manos con metacarpales relativamente largos y radial ancho. En el extremo opuesto del PC1 se ubica la mano de cf. Scylacosauridae BP/1/7655, con metacarpales relativamente cortos, radial estrecho y un carpal distal IV largo. Respecto al PC 2, *Microgomphodon* SAM PK K 10160 exhibe una posición extrema en el morfoespacio con un ulnar largo, mientras que en el otro extremo cf. *Eriolacerta* BP / 1/5895 tiene un radial relativamente largo. La variación a lo largo del PC2 para los terocéfalos pérmicos es menor que para los terocéfalos triásicos (Fig. 6.9A)

El morfoespacio muestra que, en términos generales, los metacarpales II, III y IV de los terocéfalos se comportan como un módulo, con una tendencia morfológica coherente tanto en sus anchos como en sus largos. Los únicos metacarpales que muestran una tendencia contraria son los de posición más lateral y más medial (V y I respectivamente). Teniendo en cuenta los anchos de los metacarpales, el McV es el único desacoplado en el metacarpo. Teniendo en cuenta la longitud de los metacarpales, el McI es el único desacoplado en la serie de McI-IV.

En la región proximal del carpo, el ulnar y el radial se comportan como estructuras independientes dado que aumentan, en longitud y ancho, en direcciones opuestas. Específicamente, los taxa con ulnares largos tienen altos valores positivos de PC 2, mientras que los taxa con radial largo tienen alto valor negativo en el PC2 (Fig. 6.9B).

La mano de *Tetracynodon* es delgada y larga, con metacarpales y falanges unguesales particularmente largas. Las diferencias principales entre los dos especímenes incluidos en este taxón son el radial alargado (Fig. 6.5.B) y el primer carpal distal en BP / 1/2710 (Fig. 6.4). Los especímenes muestran un patrón similar de longitudes metacarpianas (Fig. 6.6 B).

En *Theriognathus* la mano es ancha y corta, aunque comparativamente más larga que la de *Glanosuchus*. Pequeñas variaciones, del orden de menos del 10%, se presentan en

la longitud proporcional del McIII y la primera falange del dígito III (Fig. 6.5). La longitud de los metacarpales es extremadamente variable en *Theriognathus*. La diferencia entre las longitudes de los McIV y V es claramente más marcada en el ejemplar de mayor tamaño NHMUK R5694 (Fig. 6.6E) que en NMQR 3375. Los patrones de longitud de los metacarpianos en *Tetracynodon* y *Olivierosuchus* muestran similitudes entre los ejemplares considerados de cada género (Fig. 6.6B, D).

En *Glanosuchus* la mano es moderadamente ancha y tiene dígitos conspicuamente cortos. Existe un alargamiento próximo-distal del ulnar que permite la articulación de este hueso con el metacarpal V, dada la ausencia del carpal distal V. Los valores proporcionales entre McIII y la primera falange del dígito III en ejemplares de *Glanosuchus* CGS RS424 y SAM PK K7809 son similares (Fig. 6.5). La comparación de las longitudes de los metacarpales en estos mismos ejemplares muestran un patrón generalmente similar, pero McII y McIII son ligeramente más largos en CGS RS424, mientras que los McIV y V son ligeramente más largos en SAM-PK-K7809 (Fig. 6.6A).

En *Olivierosuchus*, la mano es también ancha con falanges cortas. Una diferencia importante entre los especímenes de este taxón es la morfología del carpal distal I que es un hueso cuadrangular masivo en BP/1/3849, mientras que parece ser un pequeño elemento antero-posteriormente alargado en BP/1/3973. Esta diferencia puede derivar del desplazamiento del carpal distal I en BP/1/3973, de tal manera que la superficie medial del hueso está expuesta, en lugar de la dorsal. También hay una pequeña variación, del orden de menos del 10%, en la longitud proporcional del McIII y la primera falange del dígito III (Fig. 6.5).

Variación del carpal distal V.

Boonstra (1964) y Hopson (1995) reportan que en *Therocephalia* el quinto carpa distal se encuentra fusionado al cuarto carpal distal formando un hueso grande único en el adulto. La condición de este carácter parece ser más compleja por la presencia de más de ese único estado de carácter. El hueso está típicamente ausente y el cuarto carpal distal es a menudo un elemento de gran tamaño expandido latero-medialmente que articula con los metacarpales cuarto y quinto. En estos casos, la interpretación más parsimoniosa es la fusión de los carpales distales IV y V (ver *Glanosuchus* y *Theriognathus* en la Figura 6.3C, D). En los mamíferos, el quinto carpal distal forma el hamate (Cihák, 1972), generalmente el carpal distal más grande, que articula con los McIV y V en varios mamíferos vivos (Holmgren,

1952; Weisbecker y Sánchez Villagra, 2006). En *Tetracynodon* AM 3677 se representa una condición diferente (ver Fig. 6.2). En este ejemplar el cuarto carpal distal sólo articula con el McIV y se evidencia un espacio vacío en la posición en la que podría esperarse encontrar un quinto carpal distal. Es posible interpretar este espacio vacío como un carpal distal cartilaginoso en animal vivo. Es decir, el espacio formado por la preservación diferencial de tejidos óseos (que fosilizan) y cartilagosos (que no fosilizan). No fue posible confirmar la condición de este carácter en el otro ejemplar de *Tetracynodon* (BP / 1/2710) debido a alteraciones tafonómicas de los huesos. Sin embargo, este carácter es potencialmente importante. El mismo espacio vacío se ha observado en dicinodontes y algunos eu-cinodontes (Hopson, 1995) (ver más adelante). La presencia de cuatro elementos en el carpo distal, con la interpretación de la fusión ósea de la mayoría de los terocéfalos, también se observa en los biarmosúquidos y gorgonopsidos. Variantes a este patrón de 4 carpales distales se presenta en anomodontes y cinodontes no-Mammaliaformes, que pueden exhibir cuatro y cinco elementos (Hopson, 1995, Fröbisch y Reisz, 2009, 2011; Kümmell, 2009). Al discutir el espacio vacío atribuido al carpal distal V en dicinodontes y algunos eu-cinodontes, Hopson (1995) lo interpretó como falta de osificación de este elemento. Este autor se refirió a la ontogenia del carpo en Squamata asumiendo que, en los lagartos, el quinto carpal distal es uno de los últimos elementos del carpo en osificar durante la ontogenia y uno de los primeros que se pierden en la filogenia (Rieppel, 1992). Este argumento, basado en el patrón de osificación, resulta inadecuado debido a una interpretación errónea de la secuencia de osificación en el desarrollo de los Squamata. Aunque la condensación del cartílago que originará el quinto carpal distal en los primeros estadios embrionarios de Squamata se retrasa en relación a los otros carpales distales, el proceso posterior de osificación ocurre en todos los carpales distales simultáneamente (ver Fabrezi *et al.*, 2007: figura 9.B). Adicionalmente, no existen otras características de *Tetracynodon* AM 3677 que puedan apoyar la condición juvenil de este ejemplar. Entre los Squamata actuales no existiría una etapa ontogenética análoga que pueda explicar las características osteológicas observadas en *Tetracynodon* AM 3677, algunos dicinodontes y algunos eu-cinodontes (Shubin y Alberch, 1986). Por lo tanto, es más plausible que *Tetracynodon* AM 3677 sea de hecho un ejemplar adulto con un carpal distal V cartilaginoso.

Variación del carpal distal I

Entre los Theriocephalia, el carpal distal I es un elemento particularmente variable en forma y tamaño. Este hueso puede ser uno de los más pequeños en la serie de los carpales distales en *Theriognathus* (Fig. 5.3D), o uno de los más grandes en *Tetracynodon* (Fig. 6.3A). En términos de sus proporciones intrínsecas, el carpal distal I es prácticamente bimodal con dos condiciones morfológicas extremas: cuadrangular o rectangular, es decir, alargado proximalmente. Es importante destacar la inconsistencia de este carácter dentro de algunos taxa en la muestra considerada. Los diferentes especímenes de *Tetracynodon* y *Olivierosuchus* parecen presentar ambos tipos morfológicos del carpa distal I (Fig. 6.4). No se hace evidente ninguna explicación para esta diferencia entre los especímenes de *Tetracynodon*. En el caso de *Olivierosuchus*, es posible que el carpo distal I en BP / 1/3973 esté desplazado y parcialmente cubierto de manera que la exposición lateromedial del hueso no esté completa. Por lo tanto consideramos la condición de BP/1/3849 como una buena representación de la morfología carpiana del género *Olivierosuchus*.

El carpal distal I proximalmente alargado podría interpretarse como funcionalmente equivalente a un metacarpal II-V, debido a su posición distal respecto a los otros carpales distales y a sus proporciones dentro del primer rayo. Esta interpretación es congruente con la equivalencia funcional del primer metacarpiano con la primera falange de los dígitos laterales en sinápsidos no-Mammaliaformes, tal como lo propusieron Kümmell y Frey (2014) en su análisis del rayo uno. La extensión distal del carpal distal I hacia la región metacarpal ha sido también se reconocida en varios linajes de mamíferos, incluyendo *Ornithorhynchus*, *Hylobates*, *Lepus*, *Castor* y *Priodontes* (Lessertisseur y Saban, 1967).

El alargamiento del carpal distal I que desplaza distalmente al McI, no sólo contribuye a la longitud total del primer rayo sino que también es responsable de la asimetría de la línea carpo-metacarpal (Fig. 6.3). Así se genera una desviación del arco formado por la serie de articulaciones carpo-metacarpales en el primer rayo de la mano. Este patrón es particularmente pronunciado en *Tetracynodon* y *Olivierosuchus*. Kümmell y Frey (2014) han observado previamente este patrón en Synapsida. Estos autores reportan que el carpal distal I está mayormente alineado con la fila de los carpales distal II-V proximalmente y con la fila de metacarpalia II-V distalmente.

Patrones metacarpales

Respecto de las longitudes de los metacarpales, el cuarto presenta la mayor longitud relativa como tendencia general en Therocephalia. Este patrón hace a los sinápsidos **ectaxónicos** en la región metacarpiana. En Squamata, a diferencia de terocéfalos el mayor entre los metacarpales es el III.

Los terocéfalos analizados aquí muestran un patrón de disparidad en la longitud metacarpiana común entre los Amniota. Este patrón se caracteriza por el aumento de las longitudes desde el McI al IV, seguido de una disminución del V (Romer, 1956; Kardong, 2007, Fig. 6A-E). Aunque este patrón está indudablemente presente en Therocephalia, la disparidad en la longitud de los metacarpales es intermedia en un gradiente de disparidad-uniformidad observado en Synapsida. El patrón en los terocéfalos muestra una tendencia a la ecualización de la longitud de los metacarpales que se observa desde los primeros sinápsidos, como los esfenacodóntidos, con gran disparidad en la longitud de sus metacarpales, con una tendencia a la reducción a lo largo del árbol filogenético hasta la condición de mamíferos generalizados, los que presentan cierta uniformidad en la longitud comparada de sus metacarpales (Hopson, 1995). Hopson (1995) utilizó la relación McII / McIV como un indicador de la disparidad / uniformidad de los metacarpales y estableció una relación entre la reducción de la falange y la uniformidad metacarpiana. Hopson (1995) encontró que las diferencias de longitud metacarpiana disminuyen en los clados con el grado máximo de reducción de la longitud de las falanges (con una relación McII / McIV cercana a 1). Los terocéfalos han alcanzado el grado máximo de reducción de sus falanges y ya poseen la fórmula falangeal de los mamíferos (2-3-3-3-3), pero la relación McIV / McII asume valores superiores a 0,5 (Figura 6.5.) en contra de la correlación propuesta por Hopson (1995).

La línea metacarpo-falangeal de Therocephalia (Fig. 6.3D) muestra un aumento gradual desde el primer al cuarto rayo, y una disminución del cuarto al quinto, siguiendo el patrón de elongación de los metacarpales. Como puede deducirse de sus facetas, las articulaciones metacarpo-falanges presentan una mayor flexión y extensión que las carpo-metacarpales. Además, la ausencia de la vaina dérmica y epidérmica que empaqueta a los metacarpales, característica de la palma de la mano en el metacarpo, permite a las falanges basales un mayor grado de movilidad. La curvatura de la línea metacarpo-falangeal es otro un aspecto crítico que permite la abducción de todos los dígitos en conjunto.

Significado Comportamental

La presencia de los dedos III y IV alargados y con longitud similar en AM 3677 se asemeja a la condición presentada en algunos amniotas actuales cavadores. Por ejemplo, la anfisbena del género *Bipes* y el edentado del género *Dasypus* también presentan un par de dígitos alargados de longitud similar. A diferencia de *Tetracynodon* AM 3677, en *Bipes* y *Dasypus*, los dedos alargados son el II y el III. Además en *Dasypus* se ha perdido el quinto dedo (Kley y Kearney, 2007). En los tres ejemplos, los dígitos alargados están representados por tres falanges, siendo un caso de reducción de la falange en *Bipes* (Fedak y Hall, 2004; Shapiro *et al.*, 2007). El gran alargamiento de las falanges unguales es fundamental para alargar los dígitos de la mano. En *Tetracynodon* el McIII es más corto que el IV, y la falange ungueal III está notablemente alargada. Por lo tanto, la adquisición de la longitud similar entre los dedos III y IV se logra mediante la variación de las proporciones relativas entre los metacarpales y las falanges unguales, permaneciendo los restantes elementos uniformes. En *Dasypus* esta condición se adquiere a través de una variación de compromiso entre diferentes longitudes falangeales en los dígitos II y III (ver Kley y Kearney, 2007). En *Bipes*, el rayo III es ligeramente más corto que el II porque la falange ungueal III es ligeramente más corta que la falange ungueal del dígito II. Estudios experimentales (mecánicos) muestran que dos o más dígitos pueden trabajar juntos como una unidad funcional, usualmente denominada dedo virtual (Feix *et al.*, 2015b). Posiblemente los dígitos tercero y cuarto en *Tetracynodon*, habrían actuado como un dedo virtual como lo sugiere la uniformidad de sus longitudes. Esta unidad podría aumentar la eficiencia de las fuerzas aplicadas para el movimiento del sistema. El trabajo conjunto de dos dedos consecutivos en *Tetracynodon* podría haber implicado un aumento en la robustez de la mano como sistema mecánico. La relación entre el trabajo conjunto de los dedos con garras y animales cavadores ha sido sugerido por Hildebrand (1985). Esta autora describe la flexión conjunta de los dedos en *Dasypus* que se mantienen unidos en parte por la presencia de un sesamoide palmar de gran tamaño y por los tendones de la mano. Esta misma interpretación hacen Abdala *et al.* (2009). El dedo virtual aumentaría la transmisión de las fuerzas aplicadas sobre el sustrato. Los dedos III y IV de *Tetracynodon*, por lo tanto, sugieren fuertemente que su mano era utilizada para excavar.

En adición a la evidencia previamente mencionada, la mano de *Tetracynodon* AM 3677 presenta sus garras lateralmente comprimidas, otra característica típicamente interpretada como una adaptación de animales cavadores rasgadores (*scratcht diggers*) (Hildebrand, 1985, figura 6.3). Considerando la clasificación comportamental de tipos de excavación propuesta por Hildebrand (1985), *Tetracynodon* podría haber sido un cavador

rasgador. Extendiendo su miembro anterior y flexionando las falanges intermedias y ungueales de manera tal que las garras penetren en el sustrato, para luego desplazar materia. En vertebrados cavadores actuales con miembros abducidos, la mano se mueve de manera relativamente lenta, dibujando elipses laterales en torno al cuerpo durante en el rasqueo (Hildebrand, 1985, Hildebrand y Goslow, 2001). Este tipo de excavación ha sido también sugerido para la mayoría de los terápsidos cavadores no-Mammaliaformes (Kümmell, 2009).

El índice dígito-falangeal para el dedo III se obtiene calculando la contribución porcentual de la longitud de la falange ungual III respecto a la longitud total del dedo II (Kümmell, 2009). Con un valor para este índice del 54%, *Tetracynodon* AM 3677 exhibe el mayor valor para cualquier terocéfalo estudiado hasta ahora. Los vertebrados actuales cavadores rasgadores exhiben frecuentemente altos valores para este índice (por ejemplo 73% para *Dasypus* (armadillo), 58% para *Manis* (pangolín) y 51% para *Bipes* (anfisbena)). En formas no fosoriales y arbóreas la tendencia es a presentar un valor más bajo (por ejemplo 30% en *Didelphis*, 28% en *Sciurus* y 24% en el anomodonte supuestamente arborícola *Suminia*). Un comportamiento trepador asociado a uñas largas, como en los perezosos (Phyllophaga, Pilosa), no sería una opción para *Tetracynodon*. Sus largas falanges ungueales en los dedos III y IV claramente indican un estilo de vida cavador.

La relación entre el ancho y el largo de la falange basal del dígito IV (= índice basal de la falange IV) es considerado un buen indicador del estilo de vida en amniotas (Weisbecker y Warton, 2006; Kümmell, 2009; Kümmell y Frey, 2012). Según este predictor, las falanges basales anchas y cortas suelen caracterizar a las manos excavadoras. Sin embargo, el índice basal de la falange IV depende del peso. Los animales más grandes muestran valores comparativamente más altos que las formas más pequeñas que realizan un comportamiento similar, por lo que el tamaño debe ser considerado al hacer inferencias, utilizando el índice IV de la falange basal. Kümmell (2009) interpretó al dicinodonte *Diictodon* (45 cm de longitud), al cinodonte basal *Procynosuchus* (60 cm de longitud) y al terocéfalo basal *Glanosuchus* (180 cm de longitud) como cavadores rasgadores. El índice de la falange basal IV calculado en *Tetracynodon* AM 3677 es 0,55, un valor cercano a los índices de las formas antes mencionadas. De manera similar, Lyson *et al.* (2016) infiere que una mano grande con falanges no-terminales cortas indicaría fosorialidad. Esta combinación de manos grandes con falanges no terminales cortas también está representada en la mano de la AM 3677, proporcionando pruebas adicionales que apoyan la presencia de una función de excavación en *Tetracynodon*. Esta idea está de acuerdo con la inferencia de la actividad

biológica de madriguera (Bock y von Wahlert, 1965) en otros amniotas del Triásico Temprano de la Cuenca de Karoo (Groenewald *et al.*, 2001; Damiani *et al.*, 2003b). Lo cual, asimismo, apoya la idea que habitar en cuevas habría implicado una importante estrategia de supervivencia durante y después de la crisis ambiental del Pérmico tardío, al aislar a los animales del ambiente hostil (Smith y Botha, 2005, Smith y Botha-Brink 2014, Lyson *et al.*, 2016, Jasinowski y Abdala, 2017).

CONCLUSIONES GENERALES

Morfología de la mano de Squamata

La mano de Squamata es un sistema de esqueletario muy complejo en virtud de la cantidad de piezas que lo componen y de sus articulaciones. Presenta típicamente 31 piezas básicas, cifra que puede ascender a 61 si se consideran elementos esqueléticos asociados, como los sesamoides.

Las manos de los Squamata varían en el número, morfología, proporción y configuración espacial de las piezas. No se registró la presencia del hueso intermedio del carpo en ninguna de las especies estudiadas.

El túnel carpiano de lagartijas presenta una estructura compleja generalmente reforzada por uno o más sesamoides palmares.

Las regiones carpiana y metacarpiana son muy conservadoras en número de piezas en los grupos de lagartijas. La región digital presenta mayor variación en número de piezas, aunque la fórmula falangeal está fuertemente restringida con 37 variantes registradas para todo el clado Squamata.

Los sesamoides de la mano pueden ser elementos muy constantes, como el sesamoide dorsal de los dígitos o relativamente infrecuentes como el sesamoide axial. Sesamoides como el palmar o los elementos parafalangeales, éstos últimos con una identidad como sesamoides bastante discutida, son relevantes en aspectos funcionales de las manos en Squamata.

La Función Prensilidad en Squamata

La prensilidad puede definirse desde una perspectiva mecánica de manera general, aplicable a distintos sistemas y abordable desde distintas disciplinas.

Los tipos diferentes en los que un mismo dispositivo puede ejercer prensilidad, denominados prensiones, pueden clasificarse siguiendo una serie de criterios en una taxonomía de la prensilidad.

Se reportaron ocho tipos de prensiones en Squamata. Todos ellos corresponden a las categorías de prensión de potencia y prensión intermedia. No se reportaron casos de la prensión de precisión presente en anuros y primates. Se reportaron tipos de prensión exclusivos de Squamata (Prensión de tipo 6).

El uso de las diversas prensiones en Squamata es variable a diferentes jerarquías: desde intraindividual - como se registró en *Norops humilis* y *N. limifrons* – a inter familiar.

La familia Chamaeleonidae, típicamente considerada como el clado más icónico en relación a la prensilidad en Squamata, representa en realidad un caso muy especializado y restringido a un único tipo de presión manual (Presión de tipo 4).

La prensilidad manual en Squamata, aunque poco conocida hasta la fecha, es un fenómeno bastante frecuente, alcanzando al menos un 41 % de las familias que presentan miembros desarrollados.

La prensilidad parece haberse originado al menos seis veces en Squamata.

Es posible reconocer en el esqueleto de la mano indicadores de la función prensilidad.

En Squamata hay al menos tres síndromes morfológicos diferentes asociados a la prensilidad presentes en distintos linajes.

Entre los Squamata, la prensilidad es un carácter anidado evolutivamente en la arborealidad. Esto significa que, de manera coincidente, en diversos linajes surgió primero la arborealidad (con una serie de características osteológicas asociadas) y luego, en los linajes arborícolas, surgió la prensilidad (con las características osteológicas de la arborealidad, sumadas a características exclusivas de la prensilidad). Esto es coincidente con lo encontrado en otros grupos de tetrápodos prensiles como primates y anuros.

Inferencias Paleontológicas

El establecimiento de las relaciones forma-función en grupos actuales permite realizar inferencias sobre la autoecología de grupos fósiles. La presencia de elementos parafalangeales en la mano fósil de una lagartija preservada en ámbar del Cretácico medio de Myanmar (Asia) hace 99 millones de años, brinda nuevas perspectivas sobre el origen de la escansorialidad. La escansorialidad asistida por estructuras adhesivas subdigitales en manos habría estado presentes en el Cretácico Medio.

Las manos de terocéfalos Pérmicos y Triásicos exhiben diferencias morfométricas claras. A partir de atributos morfométricos de las falanges de *Tetracynodon* fue posible inferir que fue un animal cavador, en apoyo a hipótesis previas que sugieren que la fosorialidad fue una estrategia de supervivencia en la extinción del pérmico.

Los resultados aquí expuestos sustentan la hipótesis de que la mano posee gran cantidad de estructuras morfológicas que constituyen la materia prima sobre las que operan los procesos evolutivos para generar un abanico de opciones mecánicas muy variadas.

Las especializaciones en las manos han acompañado grandes hitos en la evolución de los Tetrapoda como el acceso a los ambientes arbóreos y estrategias de supervivencia en la extinción masiva acaecida en el Pérmico-Triásico.

GLOSARIO

Abducción: movimiento por el cual un miembro o un órgano se alejan del plano medio que divide imaginariamente el cuerpo en dos partes simétricas.

Adaptación (adjetivo): término usado para rasgos modelados por la selección natural en tiempos evolutivos que mejoran la aptitud del organismo. Sinónimo: Adaptativo

Adaptación (sustantivo): proceso evolutivo mediante el cual se *modelan* los rasgos fenotípicos de un linaje de organismos mediante la acción persistente (a lo largo de varias generaciones) de **presiones selectivas**. Resultado de este proceso ocurre un rasgo adaptativo o **adaptación** (adjetivo).

Aducción: movimiento por el que una parte del cuerpo se aproxima al plano de simetría medial de éste. Su antónimo y movimiento opuesto es la **abducción**.

Almohadillas adhesivas: estructuras provistas de mecanismos físicos para la adhesión a superficies. Están presentes en diversos organismos con fuerte restricción de tamaño.

Típicamente se encuentran en las superficies ventrales de dedos (e.g.: ranas y lagartijas arborícolas,) y de colas (e.g.: lagartijas arborícolas). En Squamata se han desarrollado almohadillas adhesivas en al menos tres linajes independientemente (geckos, escincidos y anolinos) en los que las escamas sub-digitales están particularmente desarrolladas. Con algunas excepciones como en algunas especies de *Prasinohaema* y *Lipinia* (Scincidae), éstas son portadoras de setas microscópicas que promueven la adhesión mediante fuerzas de van der Waals e interacciones friccionales complejas.

Ámbar: mineral de origen orgánico. Se constituye como resultado de la fosilización de resinas terpenoides producidas por diferentes tipos de plantas. Las plantas habrían empezado a producir resinas hace unos de 320 millones de años atrás.

Apoptosis: proceso controlado de muerte celular con el fin de regular el desarrollo y crecimiento y mantenimiento en organismos multicelulares, puede ser de naturaleza fisiológica y está desencadenada por señales celulares controladas genéticamente.

Arborícola: animal que habita y desempeña sus actividades en un sustrato de tipo arbóreo.

Articulación: se define la unión entre dos o más huesos, un hueso y cartílago o un hueso y los dientes.

Artrología: es la rama de la anatomía que se dedica al estudio de la clasificación, la estructura y la función de las articulaciones. También se le conoce como Sindesmología.

Autopodio: Es el segmento más distal del miembro tetrápodo, correspondiente a la mano (pata delantera) y patas traseras.

Bifurcación (=ramificación): en términos de desarrollo, proceso morfogénético implica que una pieza ya formada se divide en uno de sus extremos generando dos ramas que se independizan dando origen a dos nuevas piezas hasta el momento ausentes.

Biomecánica: Disciplina que estudia a los seres vivos considerándolos como sistemas complejos en los que actúan fenómenos cinemáticos y mecánicos.

Canal carpiano: canal limitado lateralmente por los tubérculos de los huesos escafoides y trapecio, y medialmente por la eminencia del hueso pisiforme y el hueso ganchoso.

Clado: en filogenética, es un grupo monofilético de organismos que incluye al ancestro común de todos los miembros y a todos los descendientes del ancestro común más reciente.

Complejidad: número de partes diferentes que se encuentran aisladas de alguna manera de las entidades adyacentes con un límite o cambio de composición como indicador de aislamiento.

Cóndilo: prominencia redondeada en la extremidad de un hueso, que forma articulación encajando en el hueco correspondiente de otro hueso.

Condrogénesis: durante el desarrollo, es el proceso mediante el cual se forma tejido cartilaginoso.

Convergencia (evolutiva): similitud de función con o sin similitud de forma en dos o más linajes resultantes de cambios independientes de distintas unidades morfológicas sometidas a la influencia de la selección natural.

Criterio de parsimonia: en cladística, es el criterio mediante el cual ante diferentes opciones se elige aquella que implique el menor número de eventos para explicar la distribución observada de los rasgos entre los taxa.

Cursorial: Animales que corren. Animales que se desplazan largas distancias sobre el suelo.

Dactilia: arreglo o configuración de los dedos en manos, pies o a veces en las alas de un animal tetrápodo. Puede referirse al número de dedos o a la disposición espacial de éstos en la mano.

Dedo virtual: grupo de dedos, que incluso pueden incluir la palma de la mano que actúan de manera conjunta como una unidad funcional.

Distal: término de referencia posicional en anatomía que indica partes del cuerpo del

organismo respecto al eje antero-posterior del cuerpo. Concretamente, distal se refiere a las estructuras relativamente distantes al eje principal del cuerpo.

Ecomorfología: estudio de las relaciones entre la morfología del organismo y su ambiente.

Entaxónico: refiere al desarrollo predominante de las piezas pre-axiales de la mano/pata. Contrariamente el término **ectaxónico** se refiere a manos que presentan los dedos externos (región postaxial) más fuertemente desarrollados que los internos.

Escansorial: adaptado o especializado para trepar. Se clasifica así a animales que tienen habilidad de trepar pero no realizan todas las actividades en los sustratos inclinados.

Espacio de Oposición: para una tarea manual dada, es el área dentro de las coordenadas de la mano donde las fuerzas de oposición de los dedos virtuales pueden ejercerse entre los dedos virtuales al efectuar un agarre estable.

Estática: es la parte de la mecánica que trata las fuerzas actuantes sobre un cuerpo cuando están balanceadas, es decir cuando el momento es nulo

Exaptación: rasgos que mejoran la aptitud del organismo pero que no necesariamente fueron seleccionados originalmente en relación a dicha función.

Extensión: es un movimiento conjunto que aumenta el ángulo entre los huesos que confluyen en la articulación.

Facultad: es lo que un rasgo es capaz de hacer en la vida del organismo.

Falange ungueal: corresponde a la última falange de un dedo. Esta se encuentra típicamente cubierta de un capuchón de queratina conformando la garra.

Fenotipo: es el conjunto de características observables en un organismo resultante de la expresión del genotipo en función de un determinado ambiente.

Fitness: representación cuantitativa de la selección natural (y sexual). Puede definirse respecto al genotipo o al fenotipo en un ambiente dado. Describe el éxito reproductivo de un individuo y es igual al promedio de la contribución al conjunto de genes de la siguiente generación que aporta un individuo con un genotipo o fenotipo específico.

Flexión: movimiento conjunto que disminuye el ángulo entre los huesos que confluyen en la articulación.

Fórmula Falangeal: expresión para indicar el número de falanges de cada dedo del pie o la mano de un taxón. El número de elementos es listado en una secuencia que comienza desde el dedo más medial respecto al cuerpo (típicamente el dedo 1) hasta el dedo más lateral (típicamente el dedo 5). (Romer, 1956). *La fórmula falangeal primitiva de la mano de los amniotas es 2-3-4-5-3.

Fosorial: animal que es capaz de excavar cuevas y pasa tiempo en ellas. Típicamente con especializaciones morfo-funcionales que se lo permiten.

Función: rol mecánico que ejerce una estructura dada.

Hendidura interdigital (*Cleft*): espacio entre dos dedos consecutivos libres.

Hiperfalangia: es una condición morfológica de los dedos en la que un número de falanges mayor al número en la condición plesiomórfica se disponen linealmente siguiendo el eje del dedo. Un término similar es el de **polifalangia** que significa la condición morfológica de los dedos en la que una ramificación da lugar a una fila extra de falanges se asocia a algún elemento metapodial.

Homología: Caracteres homólogos en son aquellos que se presentan en linajes que comparten ancestría común. El conjunto de los homologos es un patrón que ocurre entre organismos cercanamente emparentados como resultado de la historia que comparten.

Homoplasia: estructuras similares en forma y función presentes en al menos dos linajes, cuyo ancestro común es distante, que habrían sido originadas de estructuras no similares. Las homoplasias similitudes que no resultaron de la ancestría común sino de algún proceso diferente.

Huesos largos: huesos que se caracterizan por que una de sus tres dimensiones es predominante respecto a las demás.

Índice metacarpal: longitud del metacarpal más largo dividido en la longitud del más corto de los metacarpales.

Lagartija: término general utilizado para designar a aquellos miembros de Squamata que poseen miembros desarrollados.

Lamelas: escamas expandidas lateralmente ubicadas en la región ventral de los dedos en algunas lagartijas. Sobre éstas escamas se disponen setas, pliegues o crestas que son también derivados de escamas. Una serie de lamelas constituyen a las almohadilla adhesivas presentes en lagartijas pertenecientes a Gekkota, Scincidae, Dactyloidae.

Lateral: término de referencia posicional en anatomía que indica partes del cuerpo del organismo respecto a su plano de simetría bilateral. Significa hacia afuera y es opuesto al término medial.

Ligamento carpal transverso=flexor retinaculum: banda de tejido conectivo que discurre transversalmente sobre la superficie ventral del carpo, y cubre el túnel carpiano.

Ligamentos: estructuras de tejido conectivo fibroso que conectan huesos entre sí y típicamente cumplen la función de la mantener a estos en una configuración estable.

Línea carpo-metacarpal: línea imaginaria que se forma al unir la secuencia medio-lateral de las articulaciones entre los carpales distales I a V y los metacarpales I a V. La curva exhibe formas diferentes en diversos taxa.

Línea metacarpo-falangeal: línea imaginaria que se forma al unir la secuencia medio-lateral de las articulaciones entre los metacarpales I a V y la falanges basales I a V. La curva exhibe formas diferentes en diversos taxa.

Macro-evolución: evolución a escala superior al nivel de especie. Término utilizado para referirse a la evolución de grandes cambios fenotípicos, usualmente lo suficientemente grandes como para clasificar a los linajes portadores de diferencias y a sus descendientes en géneros o incluso taxa diferentes de mayor jerarquía.

Mano: porción distal del miembro anterior de tetrápodos. Incluye las regiones carpiana, metacarpiana y a los dedos. Algunos autores excluyen al carpo de la mano considerándola una estructura diferente. Sin embargo aquí, en coincidencia con el término **autopodio**, considero al carpo como parte de la mano.

Medial: término de referencia posicional en anatomía que indica partes del cuerpo del organismo respecto a su plano sagital (que es el plano que contiene a los ejes antero-posterior, y vertical y que se sitúa en la línea media simétricas). Significa hacia el medio o centro y es opuesto al término lateral.

Mesaxónica: condición morfológica referida a aquellas manos en las que las piezas alineadas a un eje imaginario próximo-distal que atraviesa al dedo tres están más fuertemente desarrolladas respecto a sus equivalentes en la región pre-axial y post-axial de la mano.

Micro-evolución: procesos de cambio en las frecuencias génicas de una población observable dentro de una población a lo largo de generaciones (i.e. por abajo del nivel de especie).

Miembros Pares: (=o apéndices pares) extensiones laterales del tronco de vertebrados provistas de un esqueleto y articuladas o unidas a la columna vertebral a través de las cinturas.

Modelos lineales generalizados (GLMs): extensión flexible de los modelos lineales (como regresión, ANOVA y ANCOVA) que permiten utilizar distribuciones no normales de los errores (binomiales, Poisson, gamma, etc.) y varianzas no constantes. Representan una alternativa metodológica a la transformación de la variable respuesta para normalizar los datos.

Monofilia: grupo de organismos que descienden del mismo ancestro común sin excluir a

ninguno de los descendientes de este.

Morfozona: región de un morfoespacio definida por algún criterio como la presencia de un tipo de organismos dado.

Optimización: asignación de estados de carácter a los nodos intermedios en una filogenia partiendo de la distribución de los estados en los taxa terminales de tal manera que el recorrido del carácter represente el recorrido óptimo según algún criterio (Parsimonia, Likelihood o Métodos Bayesianos).

Patrón: Puede referirse a una unidad de repetición; al conjunto de unidades repetidas bajo algún tipo de regularidad, un arreglo determinado de ítems. El término patrón es usado con distintas acepciones tanto de manera general como en el contexto de la biología.

Pentadactilia: condición en la que la extremidad en que se presentan cinco dedos. Es la condición generalizada en Tetrapoda aunque existen excepciones.

Performance: desempeño de una función de un organismo, medida comparativa entre individuos de una población. Usualmente se mide en laboratorio llevando a los organismos a un extremo de exigencia.

Plantigradía: condición de un tetrápodo que en la marcha apoya la planta de manos y/o pies completamente, de manera que el peso del cuerpo recae sobre la misma.

Plesiomorfía: en el contexto de la cladística, se refiere al estado ancestral o primitivo de un carácter. El concepto se opone al de apomorfía, que es el estado derivado de dicho carácter. Es un término relativo.

Polidactilia: condición en que la extremidad tiene un número de dedos superior a cinco. El estado ancestral de la mano Tetrapoda corresponde a la polidactilia.

Polisémico: en lingüística, es un adjetivo para indicar la condición de una palabra que tiene varios significados.

Post-axial: relativo de la parte posterior del miembro vertebrado. Referencia que indica la región lateral del miembro, es decir la correspondiente a la ulna, ulnar, carpales distales 4 y 5 y rayos 4 y 5.

Post-cráneo: es un término típicamente utilizado en anatomía para designar al conjunto amplio de elementos del esqueleto ubicados detrás del cráneo.

Pre-axial: referencia que indica la región medial del miembro, es decir la correspondiente al radio, al radial, carpales distales 1 y 2 y a los rayos 1 y 2.

Prensilidad: rol mecánico de un sistema en el que dos piezas del mismo ejercen fuerzas perpendiculares al objeto que es agarrado. Las direcciones de estas fuerzas deben ser iguales

en módulo pero sus sentidos deben ser opuestos. Los vectores de estas fuerzas se anulan entre sí de manera que como resultado no se produce desplazamiento ni rotación del objeto sobre el que se ejerce la fuerza, así como tampoco se desplaza ni se produce la rotación de la estructura dotada de prensilidad. Entonces se genera una situación mecánica estática en la que las fuerzas actuantes sobre un cuerpo y sus momentos son nulos.

Prensiones: cada una de las variantes específicas mediante la cual se puede ejercer prensilidad.

Presiones selectivas = Agentes de selección: variables o factores que pueden influir en la probabilidad de que un organismo sobreviva y llegue a reproducirse limitan la tasa reproductiva de los organismos. Cualquier diferencia (variabilidad) entre los individuos de una población de superar estos obstáculos se traducirá en una diferencia en eficiencia biológica de los mismos.

Proceso (anatomía): expansión, hinchazón o proyección en una estructura mayor que lo contiene.

Proceso (teoría de los sistemas): conjunto de actividades o cambios que generan un resultado.

Proceso radial: proyección ventro-medial del hueso radial presente en Squamata. Adquiere variabilidad de formas en distintos linajes y delimita en canal que forma al túnel carpiano.

Proximal: referencia posicional para indicar regiones cercanas al eje del cuerpo.

Quiridio: Miembro tetrápodo. Consta, típicamente, de tres regiones: el **estilopodio** (región proximal que articula con la cintura); el **zeugopodio** (región media que conecta al estilopodio con el autopodio) y **autopodio** (región distal del miembro).

Rayo (ray en inglés): conjunto formado por un metacarpal en una mano o pata y la serie de falanges con las que comparte el mismo eje axial. Se diferencia del término dedo en que este segundo solo incluye a las falanges.

Renderizar: proceso por el cual se desarrolla un espacio tridimensional a partir de estructuras poligonales.

Resistencia al avance (fricción): fuerza que existe entre dos superficies en contacto, que se opone al movimiento relativo entre ambas superficies.

Restricciones de desarrollo: sesgos o limitaciones a la variación fenotípica causada por la estructura, la composición, la dinámica o alguna propiedad del sistema de desarrollo.

Restricciones físicas: incluyen restricciones establecidas por la física y la química.

Rol biológico: manera en que un organismo utiliza la **facultad** durante su vida en el contexto

de su ambiente. La misma facultad puede tener múltiples roles biológicos.

Rupícola: que habita en un ambiente rocoso.

Score: valor, puntuación. En métodos multivariados, se refiere a los valores que toma una unidad de estudio en el nuevo sistema de coordenadas sintéticas construidas.

Segmentación: en términos de desarrollo, implica que una parte de una pieza se separa de la original y se independiza dando origen a una nueva pieza hasta el momento inexistentes.

Selección natural: variación en el éxito reproductivo asociado a un carácter. Puede entenderse como un sistema de retroalimentación correctiva que favorece a aquellos individuos que más se aproximan a la mejor organización posible para su nicho ecológico.

Semántica: parte de la lingüística que estudia el significado de las expresiones lingüísticas.

Sesamoide "que tiene forma de semilla de sésamo": los sesamoides son piezas esqueléticas caracterizadas por desarrollarse dentro de una banda continua de tejido conectivo denso. Típicamente no poseen articulaciones con otras piezas esqueléticas.

Sesamoides de deslizamiento (*glide sesamoids*): son elementos sesamoideos que proveen superficies de deslizamiento suaves en tendones flexores de manos y pies. De forma típicamente circular u oval.

Sinapomorfía: carácter apomorfo compartido por dos o más taxa. Se usan para definir grupos naturales.

Sistema físico: agregado de objetos o entidades materiales entre cuyas partes existe una vinculación o interacción de tipo causal.

Stem group =Grupo troncal: grupo parafilético compuesto por un pan group menos el *crown* group en sí mismo, por lo tanto menos todos los miembros actuales/vivos del pan group. Se deriva entonces que todos los miembros de un *stem* group están extintos. Este concepto permite clasificar bajo los parámetros de la filogenia a organismos fósiles que de otra manera no podrían clasificarse por no calzar en la sistemática basada en organismos actuales.

Tafonomía: disciplina que estudia los procesos que sufre un organismo desde que muere y se convierte en un fósil.

Taxonomía de la prensilidad: es un método de organización del rango de los tipos de prensiones de una mano.

Taxonomía: reglamentación de la clasificación de entidades.

Tendones: estructuras de tejido conectivo fibroso que unen músculos a huesos. Transmiten la fuerza ejercida por el músculo y mueven así la estructura ósea a donde se insertan.

Torque: magnitud vectorial que se obtiene a partir del punto de aplicación de la fuerza. Está constituida por el producto vectorial (el vector ortogonal que surge tras una operación binaria entre un par de vectores de un espacio de tres dimensiones). El torque hace que se produzca un giro sobre el cuerpo que lo recibe.

Trapezio: homologo al carpal distal I. El término es típicamente usado en anatomía humana.

Trepador: adjetivo que indica un modo locomotor en sustratos de superficies verticales o de grandes pendientes.

Trepar: desplazarse por un sustrato inclinado a verticales.

Túnel (=conducto) carpiano: estructura por donde discurren el nervio mediano, y los tendones de los músculos flexor superficial de los dedos, flexor profundo de los dedos y flexor largo del pulgar.

Variabilidad: tendencia o propensión de presentar diferencias entre entidades.

Variación: patrón de no igualdad entre las entidades pertenecientes a alguna categoría respecto a alguno de sus aspectos.

Vectorial: referido a una magnitud que para estar completamente determinada requiere la especificación de un valor numérico con su unidad correspondiente más dirección y sentido. Una fuerza es una magnitud vectorial.

Zeugopodio: Segmento medio del **quiridio** que está representado típicamente por dos huesos largos: radio y ulna (extremidad anterior) y tibia y fíbula (extremidad posterior).

Zigodactilia: disposición de los dedos (dactilia) en la que dos grupos de éstos se oponen entre sí. Entre lagartijas, la zigodactilia es común en camaleones. Es muy común en aves arborícolas (loros, carpinteros, tucanes, cucos y algunos búhos), particularmente aquellas trepadoras de troncos o que caminan por las ramas

Publicaciones Asociadas a esta Tesis

En el marco del desarrollo de esta Tesis he incluido resultados parciales en las siguientes publicaciones.

Fontanarrosa, G. and Abdala, V. 2016 Bone indicators of grasping hands in lizards
Please only authors will. Peer J 1–28.

Manzano, A; **Fontanarrosa, G.**; Prieto, Yaninna y Abdala, Virginia. 2017. Capítulo de Libro: La prensilidad en anfibios y reptiles: perspectivas evolutivas basadas en la anatomía y la función. En “Morfología de Vertebrados: hacia una integración de conceptos, metodologías y grupos de investigación del país”. Eudem (Editorial de la Universidad Nacional de Mar del Plata) 428 pp. ISBN:978-987-1921-87-4.

Fontanarrosa, G., Abdala, F; Kümmell, S. and Gess, R. The manus of the Tetracynodon (Therapsida: Therocephalia) provides strong evidence for survival strategies following the Permo-Triassic extinction event. **Aceptado con cambios** a *Journal of Vertebrate Paleontology*.

Fontanarrosa, G.; Daza, J and Abdala, V. 2017. Cretaceous fossil gecko hand reveals a strikingly modern scansorial morphology: Qualitative and biometric analysis of an amber preserved lizard hand. *Cretaceous Research*.

LITERATURA CITADA

- Abdala, F. 2007. Redescription of *Platycraniellus elegans* (Therapsida, Cynodontia) from the Lower Triassic of South Africa, and the cladistic relationships of eutheriodonts. *Paleontology* 50: 591–618.
- Abdala, F., Rubidge, B., van den Heever, J. 2008. The oldest therocephalians (Therapsida, Eutheriodonta) and the early diversification of Therapsida. *Paleontology* 51: 1011–1024.
- Abdala, F., Jashashvili, T., Rubidge, B.S., van den Heever, J. 2014a. New material of *Microgomphodon oligocynus* (Eutherapsida, Therocephalia) and the taxonomy of southern African Bauriidae, pp. 209–231 in Kammerer, C., Angielczyk, K., Fröbisch, J. (eds.), *Early Evolutionary History of the Synapsida*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Abdala, F., Kammerer, C.F., Day, M.O., Jirah, S., Rubidge, B.S. 2014b. Adult morphology of the therocephalian *Simorhinella baini* from the Karoo Basin, South Africa and the taxonomy, geographic and temporal distribution of the Lycosuchidae. *Journal of Paleontology* 88: 1139–1153.
- Abdala, V., Manzano, A., Tulli, M.J., Herrel, A. 2009. The tendinous patterns in the palmar surface of the lizard manus: functional consequences for grasping ability. *The Anatomical Record* 292: 842–853.
- Abdala, V., Vera, M., Ponssa, L. 2017. On the presence of the patella in frogs. *The Anatomical Record* 300: 1747–1755.
- Acero, J. 2005. Análisis cualitativo y cuantitativo del movimiento deportivo. Texto Guía. Curso Internacional sobre Biomecánica Deportiva del Centro Olímpico de Alto Rendimiento en Ecuador. Comité Olímpico Ecuatoriano. Guayaquil, Ecuador.
- Adams–Curtis, L., Frigaszy, D., England, N. 2000. Prehension in infant capuchins (*Cebus apella*) from six weeks to twenty–four weeks: video analysis of form and symmetry. *American Journal of Primatology* 52: 55–60.
- Ahlberg, P.E., Clack, J.A. 2006. A firm step from water to land. *Nature* 440: 747–749.
- Almécija, S., Smaers, J.B., Jungers, W.L. 2015. The evolution of human and ape hand proportions. *Nature Communications* 6: 7717.
- Arias, F.J., Teixeira, M., De Carvalho, C.M., Recoder, R., Zaher, H., Rodrigues, M.T. 2014. Whiptail lizards in South America: a new *Ameivula* (Squamata, Teiidae) from Planalto Dos Gerais, Eastern Brazilian Cerrado. *Amphibia–Reptilia* 35: 227–242.

- Arnold, E.N. 1998. Structural niche, limb morphology and locomotion in lacertid lizards (Squamata, Lacertidae), a preliminary survey. *Bulletin of the Natural History Museum London (Zoology)* 64:63–89.
- Arnold, E.N., Poinar, G. 2008. A 100 million year old gecko with sophisticated adhesive toe pads preserved in amber from Myanmar. *Zootaxa* 1847: 62–68.
- Arnold, S.J. 1983. Morphology, performance and fitness. *Journal of American Zoology*. 23: 347–361.
- Attridge, J. 1956. The morphology and relationships of a complete therocephalian skeleton from the *Cistecephalus* Zone of South Africa. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh B* 4: 59–93.
- Augé, M. 2005. Évolution des lézards du Paléogène en Europe. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 192: 1– 369.
- Autumn, K., Liang, Y.A., Hsieh, S.T., Zesch, W., Chan, W.P., Kenny, T.W., Fearing, R., Full, R.J. 2000. Adhesive force of a single gecko foot-hair. *Nature* 405: 681–685.
- Autumn, K., Peattie, A.M. 2002. Mechanisms of adhesion in geckos. *Integrative and Comparative Biology* 42: 1081–1090.
- Autumn, K., Sitti, M., Liang, Y.A., Peattie, A.M., Hansen, W.R., Sponberg, S., Kenny, T., Fearing, R., Israelachvili, J.N., Full, R.J. 2002. Evidence for van der Waal's adhesion in gecko setae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 12252–12256.
- Barney, A., Martelli, S., Serrurier, A. and Steele, J. 2012. Articulatory capacity of Neanderthals, a very recent and human-like fossil hominid. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*: 88–102.
- Baruch, E.M., Manger, M.A., Stynoski, J.L. 2016. Ground Anoles (*Anolis humilis*) Discriminate between Aposematic and Cryptic Model Insects. Published By: The Society for the Study of Amphibians and Reptiles G50(2): 245–248.
- Bergmann, P.J., Meyers, J.J., Irschick, D.J. 2009. Directional evolution of stickiness coevolves with ecology and locomotion in lizards. *Evolution* 63: 215–27.
- Berner, R.A., VandenBrooks, J.M., Ward, P.D. 2007. Oxygen and Evolution. *Science* 557: 10–12.
- Bicchi, A., Kumar, V. 2000. Robotic grasping and contact: a review. *Proceedings ICRA. Millenn. Conf. IEEE International Conference on Robotic and Automation. Symp. Proc. (Cat. No.00CH37065)* 1: 348–353.
- Biewener, A.A. 2003. *Animal locomotion*. Oxford: Oxford University Press, 296 pp.
- Bloch, J.I., Boyer, D.M. 2002. Grasping primate origins. *Science* 298: 1606–1610.
- Bock, W.J. 1977. Toward an ecological morphology. *En Vogelwarte* 29: 127–135.

- Bock, W.J., von Wahlert, Y.G. 1965. Adaptation and the form–function complex. *Evolution* 19: 269–299.
- Boisvert, C.A., Mark–Kurik, E., Ahlberg, P.E. 2008. The pectoral fin of *Panderichthys* and the origin of digits. *Nature* 456, 636–638.
- Boonstra, L.D. 1934. A contribution to the morphology of the mammal–like reptiles of the suborder Therocephalia. *Annals of the South African Museum* 31: 215–267.
- Boonstra, L.D. 1964. The girdles and limbs of the pristerognathid Therocephalia. *Annals of the South African Museum* 48: 121–165.
- Bordy, E.M., Sztanó, O., Rubidge, B.S., Bumby, A. 2011. Early Triassic vertebrate burrows from the Katberg Formation of the south- western Karoo Basin, South Africa. *Lethaia* 44:33–45.
- Botha–Brink, J., Modesto, S.P. 2011. A new skeleton of the therocephalian synapsid *Olivierosuchus parringtoni* from the Lower Triassic South African Karoo Basin. *Palaeontology* 54: 591–606.
- Botha-Brink, J., Abdala, F., Chinsamy, A. 2012. The radiation and osteohistology of nonmammaliaform cynodonts; pp. 223–246 in A. Chinsamy-Turan (ed.), *Forerunners of Mammals: Radiation, Histology, Biology*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana.
- Botha-Brink, J. 2017. Burrowing in *Lystrosaurus*: preadaptation to a postextinction environment? *Journal of Vertebrate Paleontology*. doi: 10.1080/02724634.2017.1365080.
- Boyer, D.M., Yapuncich, G.S., Chester, S.G.B., Bloch, J.I., Godinot, M. 2013. Hands of early primates. *American journal of physical anthropology*, 152: 33–78.
- Brácha, V., Zhuravin, I.A., Bureš, J. 1990. The reaching reaction in the rat: a part of the digging pattern. *Behavioural Brain Research* 36(1–2): 53–64.
- Burgos Gallardo, F. 2013. El Ututo chaqueño *Phyllopezus pollicaris* (Spix 1825) (Squamata, Phyllodactylidae). Primer registro para la provincia de Jujuy (República Argentina). *Cuadernos de Herpetología* 27(2): 167–167.
- Burke, A.C., Alberch P. 1985. The development and homologies of the chelonian carpus and tarsus. *Journal of Morphology* 186: 119–131
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research* 33(2): 261–304.
- Caldwell, M.W., Carroll, R. L., and Kaiser, H. 1995. The pectoral girdle and forelimb of *Carsosaurus marchesetti* (Aigialosauridae), with a preliminary phylogenetic analysis of mosasauroids and varanoids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15:516–531.

- Caputo, V., B. Lanza, and R. Palmieri. 1995. Body elongation and limb reduction in the genus *Chalcides* Laurenti 1768 (Squamata Scincidae): a comparative study. *Tropical Zoology* 8:95–152.
- Carroll, R.L. 1997 *Patterns and Processes of Vertebrate Evolution*. Cambridge Paleobiology Series. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp: 448.
- Carroll, R.L., and R. Holmes. 2007. Evolution of the appendicular skeleton of amphibians, 225–244 pp, in B. K. Hall (ed.), *Fins into limbs: evolution, development and transformation*. University of Chicago Press. Chicago.
- Cartmill, M. 1985. Climbing. In *Functional Vertebrate Morphology*. In: Hildebrand, M, Bramble, D., Liem, K., and Wake, D. (Eds), pp. 73–88. Cambridge: Harvard University Press.
- Cayuela, L. 2010. Modelos lineales generalizados (GLM). *Universidad de Granada* 58.–87 .
- Chadwick, K.P., Regnault, S., Allen, V., and Hutchinson, J. R. 2014. Three–dimensional anatomy of the ostrich (*Struthio camelus*) knee joint. *PeerJ*, 2: e706.
- Choquenot, D., Greer, A.E. 1989. Intrapopulational and interspecific variation in digital limb bones and presacral vertebrae of the genus *Hemiergis* (Lacertilia, Scincidae). *Journal of Herpetology* 23: 274–281.
- Cihák, R. 1972. Ontogenesis of the skeleton and intrinsic muscles of the human hand and foot. *Ergeb Anat Entwicklungsgesch* 46: 5–194.
- Cluver, M.A. 1969. *Zorillodontops*, a new scaloposaurid from the Karoo. *Annals of the South African Museum* 52: 183–188.
- Cluver, M. A. 1978. The skeleton of the mammal-like reptile *Cistecephalus* with evidence for a fossorial mode of life. *Annals of the South African Museum* 76:213–246.
- Coates, M.I. 1994. The origin of vertebrate limbs. In Akam, M., Holland, P., Ingham, P., Wray, G. (Eds.), *The evolution of developmental mechanisms*, pp. 169–180. The Company of Biologists Limited Cambridge.
- Coates, M.I. 1995. Limb evolution. Fish fins or tetrapod limbs: a simple twist of fate? *Current Biology* 5: 844–848.
- Coates, M.I. and Clack, J. 1991. Polydactyly in the earliest known tetrapod limbs. *Nature* 347: 66–69.
- Coates, M.I., Ruta, M. 2007. Skeletal changes in the transition from fins to limbs. In Hall, B.K. (Ed.): *Fins Into Limbs: Evolution, Development, and Transformation Part I Evolution*. Chapter 2. University of Chicago Press, Chicago.
- Cobb, T., Dalley, B., Posteraro, R., Lewis, R. 1993. Anatomy of the flexor retinaculum. *Journal of Hand Surgery*, 18: 91–99.

- Conrad, J.L. 2008. Phylogeny And Systematics Of Squamata (Reptilia) Based On Morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 310: 1–182.
- Costello, M.B., Fragaszy, D.M. 1988. Prehension in *Cebus* and *Saimiri*: I. Grip type and hand preference. *American Journal of Primatology* 15: 235–245.
- Cox, C.B. 1972. A new digging dicynodont from the Upper Permian of Tanzania; pp. 173–189 in K. A. Joysey, and T. S. Kemp (eds.), *Studies in vertebrate evolution*. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Crandell, K.E., Herrel, A., Sasa, M., Losos, J.B., Autumn, K. 2014. Stick or grip? Co-evolution of adhesive toepads and claws in *Anolis* lizards. *Zoology* 117: 363–369.
- Crast, J., Fragaszy, D., Hayashi, M., Matsuzawa, T. 2009. Dynamic in hand movements in adult and young juvenile chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Physical Anthropology* 138: 274–285.
- Cruz, F.B., Moreno Azócar, L., Bonino, M.F., Shulte II, J.A., Abdala, C.S., Pertotti, M.G. 2014. Climate, geographic distribution and Viviparity in *Liolaemus* (Reptilia, Squamata) species: when hypotheses need to be tested. *Ecosistemas* 23: 37–45.
- Cutkosky, M.R., Howe, R.D. 1990. Human grasp choice and robotic grasp analysis. In Venkataraman, S.T., Iberall, T. (eds.), *Dexterous Robot Hands*. New York: Springer–Verlag, pp. 5–31.
- Daeschler, E.B., Shubin, N.H., Jenkins, F.A. 2006. A Devonian tetrapod–like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature* 440: 757–763.
- Damiani, R., Neveling, J., Modesto, S., Yates, A. 2003a. Barendskraal, a diverse amniote locality from the *Lystrosaurus* Assemblage Zone, Early Triassic of South Africa. *Palaeontologia Africana* 39: 53–62.
- Damiani, R., Modesto, S., Yates, A. Neveling, J.. 2003b. Earliest evidence of cynodont burrowing. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 1747–1751.
- Darwin, C.R. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- Daza, J.D. 2014. What’s So Special About Squamates? *The Anatomical Record Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 17.
- Daza, J.D., Bauer, A.M., Snively, E.D. 2014. On the fossil record of the Gekkota. In: Daza, J.D., Miller, S. (eds). *New Advances In Morphology and Evolution of Living and Extinct Squamates*. *Anatomical Record* 297: 433–462.
- Daza, J.D., Stanley, EL., Wagner, P., Bauer, A.M., Grimaldi, D.A. 2016. Mid–Cretaceous amber fossils illuminate the past diversity of tropical lizards. *Science Advances* 2: e1501080.

- Diaz, R.E., Trainor, P. A. 2015. Hand/foot splitting and the “re–evolution” of mesopodial skeletal elements during the evolution and radiation of chameleons. *BMC Evolutionary Biology*, 15(1): 184.
- Doherty, A.R.H. 2007. Murine metapodophalangeal sesamoid bone mineralization: a light and electron microscopy study. Unpublished Master Thesis. Kent State University. pp– 78.
- Edwards, J.L. 1985. Terrestrial locomotion without appendages. In *Functional Vertebrate Morphology*, Hildebrand, M., Bramble, D., Liem, K., Wake, D. (eds), pp. 73–88. Cambridge: Harvard University Press.
- El–Toubi, M.R. 1947. Some observations on the osteology of the lizard, *Agama stellio* (Linn.). *Journal of Morphology*, 81: 135–149.
- Elstrott, J., Irschick, D.J., 2004. Evolutionary correlations among morphology, habitat use and clinging performance in Caribbean *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 389–39.
- Endo, H., Sasaki, M., Hayashi, Y., Koie, H., Yamaya, Y., Kimura, J., Kimura, J. 2001. Carpal bone movements in gripping action of the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*). *Journal of Anatomy*, 198: 243–246.
- Estes, R. 1983. The fossil record and the early distribution of lizards, pp. 365–398. In Rhodin, A.G.J., Miyata, K. (eds.), *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology: Essays in Honor of E.E. Williams*. Cambridge, MA: Museum of Comparative Zoology, Harvard University.
- Eyal, S., Blitz, E., Shwartz, Y., Akiyama, H., Ronen, S., Zelzer, E. 2015. On the development of the patella. *Development* 42: 1831–1839.
- Fabre, A.C., Cornette, R., Slater, G., Pouydebat, E., Argot, C., Peigné, S., Goswami, A. 2013. Getting a grip on the evolution of grasping in musteloid carnivorans: a three dimensional analysis of forelimb shape. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 1521–1535.
- Fabrezi M, Barg M. 2001. Patterns of carpal development among anuran amphibians. *Journal of Morphology* 249:210–220
- Fabrezi, M., Abdala, V., Oliver, M.I. 2007. Developmental basis of limb homology in lizards. *Anatomical Record* 290: 900–912.
- Fabrezi, M., Quinzio, S. I., Cruz, J. C., Goldberg, J., Pereyra, M.C. 2014. Puntos de Vista ¿Qué es lo nuevo en la evolución morfológica ? *Cuadernos de Herpetología* 28: 1–18.
- Fabrezi, M., Barg, M., 2016. Patterns of carpal development among anuran amphibians. *Journal of Morphology* 249: 210–220
- Fearing, R.S. 1983. Touch processing for determining a stable grasp. S.M. thesis, M.I.T., Dept. Elect. Engineering And Computer Science, Cambridge, MA, Sept.

- Fedak, T. J., Hall, B. 2004. Perspectives on hyperphalangy: patterns and processes. *Journal of Anatomy* 204:151–163.
- Feduccia A. 1993. Evidence from claw geometry indicating arboreal habits of *Archaeopteryx*. *Science* 259: 790–793.
- Feix, T., J. Romero, H. B. Schmiedmayer, A. M. Dollar, and D. Kragic, 2015b. The Grasp Taxonomy of Human Grasp Types. *IEEE Transactions on Human–Machine Systems*. 46: 66–77.
- Feix, T., Kivell, T.L., Pouydebat, E, Dollar, A.M. 2015a. Estimating thumb–index finger precision grip and manipulation potential in extant and fossil primates. *Journal of the Royal Society Interface* 12(106): 20150176.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125: 1–15.
- Flower, W.H. 1885. *An Introduction of the Osteology of the Mammalia*, 3rd edn. A. Asher and CO., Amsterdam, 373 p.
- Fontanarrosa, G., Abdala, V. 2014. Anatomical analysis of the lizard carpal bones in the terms of skilled manual abilities. *Acta Zoologica (Stokholm)* 95: 249–263.
- Fontanarrosa, G., Abdala, V. 2016. Bone indicators of grasping hands in lizards. *Peer J*: 1–28.
- Fourie, H., Rubidge, B.S. 2007. The postcranial skeletal anatomy of the therocephalian *Regisaurus* (Therapsida: Regisauridae) and its utilization for biostratigraphic correlation. *Palaeontologia Africana* 42: 1–6.
- Fourie, H., Rubidge, B.S. 2009. The postcranial skeleton of the basal therocephalian *Glanosuchus macrops* (Scylacosauridae) and comparison of morphological and phylogenetic trends amongst Theriodontia. *Palaeontologia Africana* 44: 27–39.
- Fröbisch, J., Reisz, R.R. 2009. The Late Permian herbivore *Suminia* and the early evolution of arboreality in terrestrial vertebrate ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B–Biological Sciences* 276: 3611–3618.
- Fröbisch, J., Reisz, R.R. 2011. The postcranial anatomy of *Suminia getmanovi* (Synapsida: Anomodontia), the earliest known arboreal tetrapod. *Zoological Journal of the Linnean Society* 62: 661–698.
- Frost, D.R. 1992. Phylogenetic analysis and taxonomy of the *Tropidurus* group of lizards (Iguania: Tropiduridae). *American Museum Novitates* 3033: 1–62.
- Futuyma, D.J. 1998. *Evolutionary biology*. 3rd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Galis, F., Arntzen, J.W., Lande, R. 2010. Dollo’s law and the irreversibility of digit loss in *Bachia*. *Evolution (NY)* 64: 2466–2476.

- Gamble, T., Greenbaum, E., Jackman, T. R., Russell, A. P., Bauer, A. M. 2012. Repeated Origin and Loss of Adhesive Toepads in Geckos. *PLoS One* 7, e39429.
- Gans, C. 1975. Tetrapod limblessness: evolution and functional corollaries. *American Zoologist* 15: 455–467.
- Garland, T., Losos, J. B. 1990. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. *Ecological Morphology, Integrative Organismal Biology*: 240–302.
- Gates, S.M., Middleton, K.M. 2007. Skeletal adaptations for flight, 225–244 pp, in Hall, B.K. (ed.) *Fins into limbs: evolution, development and transformation*. University of Chicago Press. Chicago.
- Gauthier, J.A., Kearney, M., Maisano, J.A., Rieppel, O., Behike, A.D.B. 2012. Assembling the Squamate Tree of Life: perspectives from the phenotype and the fossil record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 53: 3–308.
- Gavrilov, K. 1959. *Curso de Anatomía y Fisiología comparadas. IV. Esqueleto. Segunda parte.* Universidad Nacional de Tucumán. Escuela Universitaria de Ciencias Naturales.
- Giannini, N. P. 2003. Canonical phylogenetic ordination. *Systematic Biology* 52: 684–695.
- Gillies, C.D. 1929. The Origin of the Os Pisiforme. *Journal of Anatomy*. 63: 380–3.
- Godinot, M. 2007. Primate origins: a reappraisal of historical data favoring tupaiid affinities. Pp. 83–142 in: Dagosto, M., Ravosa, M.J., (eds.), *Primate origins: adaptations and evolution*. New York: Plenum Press.
- Godinot, M., Beard, K.C. 1991. Fossil primate hands: a review and an evolutionary inquiry emphasizing early forms. *Human Evolution* 6: 307–354.
- Gomes, C.M., Kohlsdorf, T. 2011. Evolution of sexual dimorphism in the digit ratio 2D:4D–relationships with body size and microhabitat use in iguanian lizards. *PLoS One* 6.
- Goodman, B.A., Hudson, S.C., Isaac, J.L., Schwarzkopf, L. 2009. The evolution of body shape in response to habitat: is reproductive output reduced in flat Lizards? *Evolution, International Journal of Organic Evolution* 63: 1279–1291.
- Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge: Harvard University Press.
- Gould, S.J., Lewontin, R.C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 205(1161): 581–598.
- Gould, S.J., Vrba, E.S. 1982. Exaptation: a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4–15.
- Gray, L., O'Reilly, J.C., Nishikawa, K.C. 1997. Evolution of forelimb movement patterns for prey manipulation in anurans. *Journal of Experimental Zoology* 277: 417–24.

- Greer, A.E. 1989. The Biology and Evolution of Australian Lizards. Chipping Norton, NSW: Surrey Beatty and Sons, 264 p.
- Greer, A.E. 1991. Limb reduction in squamates: Identification of the lineages and discussion of the trends. *Journal of Herpetology* 25: 166–173.
- Greer, A.E. 1992. Hyperphalangy in Squamates : Insight on the Reacquisition of Primitive Character States in Limb–Reduced Lineages. *Journal of Herpetology* 26: 327–329.
- Greer, A.E. and Smith, S. 1999. Aspects of the morphology and reproductive biology of the Australian earless dragon lizard *Tympanocryptis tetraporophora*. *Australian Zoology* 31: 55–70.
- Grimaldi, D.A., Bonwich, E., Delannoy, M. and Doberstein, S. 1994. Electron microscopic studies of mummified tissues in amber fossils. *American Museum Novitates* 3097: 1–31.
- Grizante, M., Navas C., Garland J., Kohlsdorf T. 2010. Morphological evolution in Tropicurinae squamates: an integrated view along a continuum of ecological settings. *Journal of evolutionary biology* 23: 98–111.
- Groenewald, G.H., Welman, J., MacEachern, J. A. 2001. Vertebrate burrow complexes from the Early Triassic *Cynognathus* Zone (Driekoppen Formation, Beaufort Group) of the Karoo Basin, South Africa. *Palaio* 16: 148–160.
- Haacke, W. 1976a. The burrowing gekkos of southern Africa, 2 (Reptilia: Gekkonidae). *Annals Transvaal Museum* 30: 71–89.
- Haacke, W.D. 1976b. The burrowing gekkos of southern Africa, 5 (Reptilia: Gekkonidae). *Annals Transvaal Museum* 30: 71–89.
- Haines, R.W. 1950. The flexor muscles of the forearm and hand in lizards and mammals. *Journal of Anatomy* 84: 13–29.
- Haines, R.W. 1969. Epiphysis and sesamoids. In: Gans, C., Parsons, T.S. (eds): *Biology of the Reptilia*, Vol.1, pp. 81–115. Academic Press, London.
- Hall, B.K. 2003. Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 78: 409–433.
- Hall, B.K. 2005. *Bones and Cartilage: Developmental and Evolutionary Skeletal Biology*. Elsevier, Academic Press, London.
- Halloy, M., Etheridge R., Burghardt G.M. 1998. To bury in the sand: phylogenetic relationships among lizards species of the *boulengeri* group, *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropicuridae), based on behavioral characters. *Herpetological Monographs* 12: 1–37.

- Hamrick, M.W. 1996. Functional morphology of the lemuriform wrist joints and the relationship between wrist joint morphology and positional behavior in arboreal primates. *American Journal of Physical Anthropology* 99: 319–344.
- Hamrick, M.W. 1998. Functional and adaptive significance of primate pads and claws: evidence from New World anthropoids. *American Journal of Physical Anthropology* 106: 113–27.
- Herrel, A., Aerts, P., De Vree, F. 1998. Ecomorphology of the lizard feeding apparatus: a modelling approach. *Netherlands Journal Zoology* 45: 1–25.
- Herrel, A., Perrenoud, M., Decamps, T., Abdala, V., Manzano, A., Pouydebat, E. 2013. The effect of substrate diameter and incline on locomotion in an arboreal frog. *Journal of Experimental Biology* 216: 3599–3605.
- Herrel, A., Tolley, K., Measey, J., da Silva, J., Potgieter, D.F. Boller, E., Boistel, R., Vahooydonck, B. 2012. Slow but tenacious: an analysis of running and gripping performance in chameleons. *Journal of Experimental Biology* 216: 1025–1030.
- Higham, T.E. 2015. Bolting, bouldering, and burrowing: functional morphology and biomechanics of pedal specialisations in desert-dwelling lizards. *All Animal are interesting! Gans C. American Zoologist* Vol. 18, No. 1, pp. 3–9.
- Higham, T.E., Anderson, C.V. 2013. Function and adaptation of chameleons. In: Tolley, K.A., Herrel A. (eds.), *The biology of the chamaleons*. Berkeley: University of California Press.
- Higham, T.E., Birn-Jeffery, A.V., Collins, C.E., Hulse, C.D., Russell, A.P. 2014. Adaptive simplification and the evolution of gecko locomotion: morphological and biomechanical consequences of losing adhesion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112: 809–814.
- Hildebrand, M. 1985. Digging in quadrupeds, pp. 89–109 in M. Hildebrand, D.M. Bramble, K.F. Liem, Wake, D.B. (eds.), *Functional Vertebrate Morphology*. Belknap Press. Cambridge. 12: 89–109.
- Hildebrand, M., Goslow, G.E.J. 2001. *Analysis of vertebrate structure*. 5th edition. New York: John Wiley and Sons.
- Holmgren, N. 1952. An embryological analysis of the mammalian carpus and its bearing upon the question of the origin of the tetrapod limb. *Acta Zoologica* 33: 1–115.
- Honda, M, Ota, H., Kobayashi, M., Nabhitabhata, J., Yong, H.S., Sengoku, S., Hikida, T. 2000. Phylogenetic relationships of the family Agamidae (Reptilia: Iguania) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Zoological Science* 17: 527–537.
- Hopson, J.A. 1995. Patterns of evolution in the manus and pes of non-mammalian therapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 615–639.

- Hopson, J.A., Kitching, J.W. 2001. A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. 156: 5–35.
- Hopson, J.A., Barghusen, H.R. 1986. An analysis of therapsid relationships. Pp. 83–106 in Hopson, J.A. 1995. *Patterns of Evolution in the Manus and Pes of Non-Mammalian Therapsids*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 615–639.
- Houssaye, A., Mazurier, A., Herrel, A., Volpato, V.V., Tafforeau, P., Boistel, R., De Buffrénil, V. 2010. Vertebral microanatomy in squamates: Structure, growth and ecological correlates. *Journal of Anatomy* 217: 715–727.
- Huttenlocker, A.K. 2014. Body size reductions in nonmammalian eutheriodont therapsids (Synapsida) during the End-Permian mass extinction. *PLoS ONE* 9(2): e87553.
- Huttenlocker, A.K., Botha-Brink, J. 2013. Body size and growth patterns in the therocephalian *Moschorhinus kitchingi* (Therapsida: Eutheriodontia) before and after the End-Permian extinction in South Africa. *Paleobiology* 39: 253–277.
- Huttenlocker, A. K. and C. G. Farmer. 2017. Bone Microvasculature Tracks Red Blood Cell Size Diminution in Triassic Mammal and Dinosaur Forerunners. *Current Biology* 27(1): 48–54.
- Huttenlocker, A.K., and Sidor, C.A. 2016. The first karenitid (Therapsida, Therocephalia) from the Upper Permian of Gondwana and the biogeography of Permo-Triassic therocephalians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 36: e1111897.
- Huttenlocker, A.K., Sidor, C.A., Smith, R.M.H. 2011. A new specimen of *Promoschorhynchus* (Therapsida: Therocephalia: Akidnognathidae) from the Lower Triassic of South Africa and its implications for theriodont survivorship across the Permo-Triassic boundary. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 405–421.
- Iberall, T. 1987. Grasp planning from human prehension. in *Proceedings of the 10th international joint conference on Artificial intelligence* 2: 1153–1156.
- Iberall, T. 1997. Human prehension and dexterous robot hands. *International Journal of Robotics Research* 16: 285–299.
- Iberall, T., MacKenzie, C.L. 1990. Opposition space and human prehension. In Venkataraman, S.T., Iberall, T. (eds.), *Dexterous Robot Hands*. New York: Springer-Verlag, pp. 32.
- Iberall, T., Bingham, G., Arbib, M. 1986. Opposition Space as a Structuring Concept for the Analysis of Skilled Hand Movements. *Experimental Brain Research* 15: 158–173.
- International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature (I.C.V.G.A.N.). 2012. *Nomina Anatomica Veterinaria*. Editorial Committee Hannover, Columbia, Gent, Sapporo. pp. 166.

- Irschick, D.J., Austin, C.C., Petren, K., Fisher, R.N., Losos, J.B., Ellers, O. 1996. A comparative analysis of clinging ability among pad-bearing lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 59: 21–35.
- Ivanco, T.L., Pellis, S.M. and Whishaw, I.Q. 1996. Skilled forelimb movements in prey catching and reaching by rats (*Rattus norvegicus*) and opossums (*Monodelphis domestica*): relations to anatomical differences in motor systems. *Behavioural Brain Research* 79: 163–181.
- Iwaniuk, A.N., Whishaw I.Q. 2000. On the origin of skilled forelimb movements. *Trends in Neurosciences* 23: 372–376.
- Jablonsky, D. 2005. Mass extinctions and macroevolution. *Paleobiology* 31:192–210.
- Jasinoski, S.C., Abdala, F. 2017. Aggregations and parental care in the Early Triassic basal cynodonts *Galesaurus planiceps* and *Thrinaxodon liorhinus*. *PeerJ* 5: e2875.
- Jerez, A., Tarazona, O. 2009. Appendicular skeleton in *Bachia bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae): Osteology, limb reduction and postnatal skeletal ontogeny. *Acta Zoologica* 90: 42–50.
- Jerez, A., Mangione, S., Abdala, V. 2010. Occurrence and distribution of sesamoid bones in squamates: a comparative approach. *Acta Zoologica* 91: 295–305.
- Johnson, M.K., Russell, A.P., Bauer, A.M. 2005. Locomotor morphometry of the *Pachydactylus* radiation of lizards (Gekkota: Gekkonidae). A Phylogenetically and Ecologically Informed Analysis. *Canadian Journal of Zoology* 83: 1524–1511.
- Jones, M.E.H., Cajsá, L.A., Hipsley, C.A., Müller, J., Evans, S.E., Schoch, R.R. 2013. Integration of molecules and new fossils supports a Triassic origin for Lepidosauria (lizards, snakes, and tuatara). *BMC Evolutionary Biology* 13: 208.
- Jungers, W.L., Lemelin, P., Godfrey, L.R., Wunderlich, R.E., Burney, D.A., Simons, E.L., Chatrath, P.S., James, H.F., Randria, G.F.N. 2005. The hands and feet of *Archaeolemur*: metrical affinities and their functional significance. *Journal of Human Evolution* 49: 36–55.
- Kamakura, N., Matsuo, M., Ishii, H., Mitsuboshi, F. and Miura, Y. 1980. Patterns of static prehension in normal hands. *American Journal of Occupational Therapy* 34: 437–445.
- Kardong, K.V. 2007. Vertebrados. Anatomía Comparada, función y evolución. 4th edition. Madrid: McGraw–Hill–Interamericana de España, 782 pp.
- Karr, J.R., James, F.C. 1975. Eco–morphological configurations and convergent evolution in species and communities. In Cody, M.L., Diamond, J.M. (eds.). *Ecology and evolution of communities* (pp. 258–291). Cambridge: Harvard University Press.

- Kemp, T.S. 1983. The relationships of mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society* 77: 353–384.
- Kinlaw, A. 1999. A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. *Journal of Arid Environments* 41:127–145.
- Kirk, E.C., Lemelin, P., Hamrick, M.W., Boyer, D.M., Bloch, J.I. 2008. Intrinsic hand proportions of euarchontans and other mammals: implications for the locomotor behavior of plesiadapiforms. *Journal of Human Evolution* 55: 278–299.
- Kizirian, D.A., McDiarmid, R.W. 1998. A new species of *Bachia* (Squamata: Gymnophthalmidae) with plesiomorphic limb morphology. *Herpetologica* 54: 245–253.
- Kley, N.J., Kearney, M. 2007. Adaptations for digging and burrowing. In B. K.Hall (ed.), *Fins into limbs: evolution, development, and transformation*. Pp. 284–309. University of Chicago Press. Chicago.
- Klingenberg, C.P., Ekau, W. 1996. A combined morphometric and phylogenetic analysis of an ecomorphological trend: pelagization in Antarctic fishes (Perciformes: Nototheniidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 59: 143–177.
- Klingenberg, C.P., Badyaev, A., Sowry, S., Beckwith, N. 2001. Inferring developmental modularity from morphological integration: Analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings. *American Naturalist*, 157: 11–23.
- Kluge, A.G. 1966. Phylogenetic relationships of the gekkonid lizard genera *Lepidodactylus* Fitzinger, *Hemiphyllodactylus* Bleeker, and *Pseudogekko* Taylor. *Philippine Journal of Science* 95: 331–352.
- Köhler, G., Vesely, M. 2011. A new species of *Thecadactylus* from Sint Maarten, Lesser Antilles (Reptilia, Squamata, Gekkonidae). *ZooKeys* 118: 97–107.
- Kohlsdorf, T. and Wagner, G. P. 2006. Evidence for the reversibility of digit loss: a phylogenetic study of limb evolution in *Bachia* (Gymnophthalmidae: Squamata). *Evolution* (NY) 60: 1896–1912.
- Koller, B., Schmitt, J.M., Tischendorf, G. 2005. Cellular fine structures and histochemical reactions in the tissue of a cypress twig preserved in Baltic amber. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science* 272: 121–126.
- Kümmell, S.B. 2009. Die Digiti der Synapsida: Anatomie, Evolution und Konstruktionsmorphologie. PhD Thesis, University Witten/ Herdecke. Shaker Verlag, Aachen.
- Kümmell, S. B., E. Frey. 2012a. Digital arcade in the autopodia of Synapsida: standard position of the digits and dorsoventral excursion angle of digital joints in the rays II–V. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 92: 171–196.

- Kümmell, S.B., Frey, E. 2012b. What digits tell us about digging, running and climbing in recent and fossil Synapsida. 10th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists, 117–118.
- Kümmell, S.B., Frey, E. 2014. Range of movement in ray I of manus and pes and the prehensility of the autopodia in the Early Permian to Late Cretaceous non-anomodont Synapsida. PLoS ONE 9: 1–65.
- Kutschera, U., Niklas, K. J. 2004. The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis. Naturwissenschaften 91: 255–76.
- Landsmeer, J.M. 1962. Power grip and precision handling. Annals of the Rheumatic Diseases 21: 164–170.
- Landsmeer, J.M. 1979. The extensor assembly in two Species of Opossum, *Philander opossum* and *Didelphis marsupialis*. Journal of Morphology 161: 337–345.
- Landsmeer, J.M. 1983. The Mechanism of Forearm Rotation in *Varanus exanthematicus*, Journal of Morphology 130: 119–130.
- Lauder, G.V. 1996. The argument from design. In Rose M.R., Lauder G.V. (eds). Adaptation. New York: Academic Press, 55–91.
- Leal, F., Tarazona, O.A., Ramírez-Pinilla, M. P. 2010. Limb development in the gekkonid lizard *Gonatodes albogularis*: a reconsideration of homology in the lizard carpus and tarsus. Journal of Morphology 271: 1328–1341.
- Legreneur, P., Bels, V., Monteil, K., Laurin, M. 2013. Movement in a gravitational field: The question of limb interarticular coordination in terrestrial vertebrates Physical constraints of morphogenesis and evolution. Guest editors: V. Fleury, P. François and M–C. Ho Ba Tho. European Physical Journal 36: 49.
- Lemelin, P., Schmitt, D. 1998. The Relation between hand morphology and quadrupedalism in primates. American Journal of Physical Anthropology 105: 185–197.
- Lemelin, P., Hamrick, M.W., Richmond, B.G., Godfrey, L.R., Jungers, W.L., Burney, D.A. 2008. New hand bones of *Hadropithecus stenognathus*: implications for the paleobiology of the Archaeolemuridae. Journal of Human Evolution 54: 405–413.
- Lessertisseur, J., Saban, R. 1967. Squelette appendiculaire. Pp. 709–1078 in Grasse, P.P. (ed.) Traite de Zoologie. Tomo 16, fasc. I. Masson et Cie., Paris.
- Lindgren, J., Caldwell, M.W., Jagt, J.W.M. 2008. New Data on the Postcranial Anatomy of the California Mosasaur *Plotosaurus bennisoni* (Camp, 1942) (Upper Cretaceous: Maastrichtian), and the Taxonomic Status of *P. tuckeri* (Camp, 1942). Journal of Vertebrate Paleontology 28: 1043–1054.

- Lindgren, J., Caldwell, M.W., Chiappe, L. 2012. *Platecarpus tympaniticus* (Squamata, Mosasauridae): Osteology of an Exceptionally Preserved Specimen and Its Insights Into the Acquisition of a Streamlined Body Shape in Mosasaurs 32: 1313–1327.
- Liu, J., Olsen, P. 2010. The phylogenetic relationships of Eucynodontia (Amniota: Synapsida). *Journal of Mammalian Evolution* 17: 151–76.
- Liu, M., Xiong, C., Xiong, L., Huang, X. 2016. Biomechanical Characteristics of Hand Coordination in Grasping Activities of Daily Living. *PLoS One* 1–16.
- Liu, J., Abdala, F. 2015. New discoveries from the Sinokannemeyeria–Shansisuchus Assemblage Zone: 2. A new species of *Nothogomphodon* (Therapsida: Therocephalia) from the Ermaying Formation of Shanxi, China. *Vertebrata Palasiatica* 53: 123–132.
- Lobo, F., Quinteros, S. 2005. A morphology–based phylogeny of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) with the description of four new species from Argentina. *Papéis Avulsos de Zoologia* 45: 143–177.
- Lobo, F. 2010. *Diccionario de Anatomía de los Cordados*. Universidad del Nordeste. EUDENE. 236 p.
- Losos, J. B. 1994. Integrative Approaches to Evolutionary Ecology: Anolis Lizards as Model Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 467–493.
- Losos, J.B., 2009. *Lizards in an Evolutionary Tree: Ecology and Adaptive Radiation of Anoles*. University of California Press, Berkeley, CA.
- Lyson, T. R., Rubidge, B. S., Scheyer, T. M., de Queiroz, K., Schachner, E. R., Smith, R.M.H., Botha–Brink, J., Bever, G.S. 2016. Fossorial origin of the turtle shell. *Current Biology* 26: 1887–1894.
- Mackenzie, C.L., Iberall, T. 1994. *The Grasping Hand: Advances in Psychology* (Volume 104). North–Holland, Amsterdam.
- Maddison, W.P., Maddison, D.R. 2009. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 2.72.
- Mamani, L., Goicoechea, N., Chaparro, J.C. 2015. A new species of Andean lizard *Proctoporus* (Squamata: Gymnophthalmidae) from montane forest of the Historic Sanctuary of Machu Picchu, Peru. *Amphibian and Reptile Conservation* 9(1): 1–11.
- Manzano, A.S., Abdala, V., Herrel A. 2008. Morphology and function of the forelimb in Arboreal Frogs: specializations for grasping ability? *Journal of Anatomy* 213: 296–307.
- Manzano, A., Herrel, A., Fabre, A.C., Abdala, V. 2017. Variation in brain anatomy in frogs and its possible bearing on their locomotor ecology. *Journal of Anatomy* 231: 38–58.
- Martill, D.M., Tischlinger, H., Longrich, N.R. 2016. A four–legged snake from the Early Cretaceous of Gondwana. *Science* 349: 416–419.

- May, O. 1996. The pisiform bone: sesamoid or carpal bone? *Annales de Chirurgie de la Main et du Membre Supérieur* 15: 265–71.
- McDade, L.A., Hartshorn, G.S. 1994. La Selva biological field station. In L. McDade, K. Bawa, Hartshorn, G.S., Hespenheide, H. (eds). *La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest*, pp. 6–14. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- McShea, D.W., 1991. Complexity and Evolution: What Everybody Knows. pp. 303–324.
- Mendyk, R., Horn, H. G. 2011. Skilled Forelimbs and Extractive Foraging in the arboreal Monitor Lizard *Varanus beccarii* (Doria, 1874). *The Herpetological Review* 42: 343–349.
- Modesto, S.P., J. Botha-Brink. 2010. A burrow cast with *Lystrosaurus* skeletal remains from the Lower Triassic of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25:274–281.
- Montero, R., Daza, J. D., Bauer, A.M., Abdala, V. 2017. How common are cranial sesamoids among squamates ? *Journal of Morphology*. 1–12.
- Morales, J., Salesa, M. J., Anto, M. 2006. Evidence of a false thumb in a fossil carnivore. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 103:379–382.
- Morales, M.M., Giannini, N.P. 2010. Morphofunctional patterns in Neotropical felids: species co-existence and historical assembly. *Biological Journal of the Linnean Society* 100:711–724.
- Moro, S., Abdala, V., 2004. Análisis descriptivo de la miología flexora y extensora del miembro anterior de *Polychrus acutirostris* (Squamata, Polychrotidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 44:81–89.
- Muñoz Chacón, F., Johnston, R.D. 2013. *Amphibians and Reptiles of Costa Rica (Anfibios y Reptiles de Costa Rica): A Pocket Guide in English and Spanish (Guía de Bolsillo en Inglés y Español)*. Cornell University Press. 215 pp.
- Napier, J.R. 1956. The prehensile movements of the human hand. *Journal of Bone and Joint Surgery. British Volume* 38:902–13.
- Nelder, J.A, Wedderburn, R.W.M. 1972. Generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society: Series A (Statistics in Society)* 135:370–384.
- Netter, F.H. 2003. *Atlas of human anatomy*. Pennsylvania: Saunders, Elsevier.
- Neumann, D.A. 2010. *Kinesiology of the musculoskeletal system: foundations for physical rehabilitation*. 2nd edition. Maryland Heights: Mosby.
- Nicholson, K., Crother, B. I., Guyer, C., Savage, J. 2012. It is time for a new classification of anoles (Squamata: Dactyloidae). *Zootaxa* 3477: 1–108.
- Otero, T., Hoyos, J.M. 2013. Sesamoid elements in lizards. *Herpetological Journal*, 23: 105–114.

- Patel, B.A. 2010. Functional morphology of cercopithecoid primate metacarpals. *Journal of Human Evolution* 58: 320–337.
- Peckre, L., Fabre, A.C., Wall, C.E., Brewer, D., Ehmke, E., Haring, D., Shaw, E., Welser, K., Pouydebat, E. 2016. Holding-on: co-evolution between infant carrying and grasping behaviour in strepsirrhines. *Scientific Reports* 6: 37729.
- Perez Daza, E.P., Castillo Morales, R.M. 2011. Aspectos de la ecología de *Stenocercus santander* en un Bosque Húmedo Montano Bajo de los Andes Orientales de Colombia. *Herpetotropicos* 6: 17–24.
- Pianka, E.R., Vitt, L.J. 2003. *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. Berkeley, CA: University of California Press.
- Poinar, G.O., Hess, R. 1982 Ultrastructure of 40 million year old insect tissue. *Science* 215, 1241–1242.
- Poinar, H.N., Hoss, M., Bada, J.L., Paäbo, S. 1996. Aminoacid racemization and the preservation of ancient DNA. *Science* 272: 864–866.
- Polly, P.D., Hall, B. 2007. Limbs in Mammalian Evolution. *Evolution, Development and Transformation: Fins into Limbs*, 245–268.
- Ponssa, M.L., Goldberg, J., Abdala, V. 2010. Sesamoids in anurans: new data, old issues. *Anatomical Record (Hoboken, N.J.: 2007)* 293: 1646–1668.
- Pouydebat E., Laurin M., Gorce P., Bels V. 2008. Evolution of Grasping among Anthropoids. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1732–1743.
- Pouydebat, E., Fragaszy, D., Kivell, T.L. 2014. Grasping in primates: for feeding, moving and human specificities. *Bmsap* 1–5.
- Pouydebat, E., Gorce, P., Coppens, Y., Bels, V. 2009. Biomechanical study of grasping according to the volume of the object: human versus non-human primates. *Journal of Biomechanics* 42: 266–272.
- Pouydebat, E., Reghem, E., Borel, A., Gorce, P. 2011. Diversity of grip in adults and young humans and chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Behavioural Brain Research* 218: 21–28.
- Preuschoft, H. 2004. Mechanisms for the acquisition of habitual bipedality: Are there biomechanical reasons for the acquisition of upright bipedal posture? *Journal of Anatomy*. 204: 363–384.
- Pyron, R. A., Burbrink, F.T. Wiens, J. J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 13, 93.
- R development Core Team. 2011. *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna: the R Foundation for Statistical Computing.
- Ranney, D. The hand as a concept: digital differences and their importance. 1995 *Clinical Anatomy*. 8: 281–7.

- Recoder, R., Teixeira, Jr.M., Camacho, A., Rodrigues, T.M. 2012. Natural history of the tropical gecko *Phyllopezus pollicaris* (Squamata, Phyllodactylidae) from a sandstone outcrop in Central Brazil. *Herpetology Notes* 5: 49–58.
- Reeder, T. W. Townsend, T., Mulcahy, D, Noonan, Brice P. Wood, PL, Sites, Jack W. and Wiens, John. 2015 Integrated Analyses Resolve Conflicts over Squamate Reptile Phylogeny and Reveal Unexpected Placements for Fossil Taxa. *PLoS One* doi: 10,e0118199.
- Reghem, E., Tia, B., Bels, V., Pouydebat, E. 2011. Food prehension and manipulation in *Microcebus murinus* (Prosimii, Cheirogaleidae). *Folia Primatologica* 82: 177–188.
- Regnault, S., Hutchinson, J.R. and Jones, M.E.H. 2016a. Sesamoid bones in tuatara (*Sphenodon punctatus*) investigated with X-ray microtomography, and implications for sesamoid evolution in Lepidosauria. *Journal of Morphology* 278: 62–72.
- Regnault, S., Jones, M. E. H., Pitsillides, A.A., Hutchinson, J. R. 2016b. Anatomy, morphology and evolution of the patella in squamate lizards and tuatara (*Sphenodon punctatus*). *Journal of Anatomy* 228: 864–876.
- Reno, P.L., Kjosness, K.M., Hines, J.E. 2016. The role of Hox in pisiform and calcaneus growth plate formation and the nature of the zeugopod/autopod boundary. *Journal of Experimental Zoology B: Molecular and Developmental Evolution* 326: 303–321
- Renous–Lécuru, S. 1973. Morphologie comparée du carpe chez les epidosauriens actuels (Rhynchocéphales, Lacertiliens, Amphisbaéniens). *Gegenbaurs Morphologie Jahrbuch Leipzig* 119: 727–766.
- Ricklefs, R.E., Miles, D.B. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. In: Wainwright PC, Reilly SM, eds. *Ecological morphology: integral organismal biology*. Chicago: University of Chicago Press, 13–41.
- Rieppel, O. 1992. Studies on skeleton formation in reptiles: III, pat– terns of ossification in the skeleton of *Lacerta vivipara* Jacquin (Reptilia, Squamata). *Fieldiana (Zool)* 68: 1–25.
- Rieppel, O. 1993. Studies on skeleton formation in reptiles II. *Chamaeleo hoehnelii* (Squamata: Chamaeleonidae), with comments on the homology of carpal and tarsal bones. *Herpetologica* 49: 66–78.
- Romer, A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. The University of Chicago Press, Chicago IL, 772 p.
- Romer, A.S. 1966. *Vertebrate Paleontology*. University of Chicago Press, Chicago, 468 p.
- Roopnarine, P.D., Angielczyk, K. D. 2015. Community stability and selective extinction during the Permian-Triassic mass extinction. *Science* 350: 90-93
- Ross, M.H., Pawlina, W. 2007. Tejido Oseo. pp. 218–257 In: Lippincott Williams and Wilkins, Inc. (ed.): *Histologia, texto y atlas color con biología celular y molecular*. United States.

- Rotella, J.M. 2016. Evolución de la especie humana. El éxodo del tacto: Cuando la sensibilidad migró del hocico a la mano. EDUNT, 123 p.
- Rothier, P.S., Brandt, R., Kohlsdorf, T. 2017. Ecological associations of autopodial osteology in Neotropical geckos. *Journal of Morphology*.
- Rubidge, B.S. 2013. The roots of early mammals lie in the Karoo: Robert Broom's foundation and subsequent research progress. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 68: 41–52.
- Russell, A.P. 1975. A contribution to the functional analysis of the foot of the Tokay, *Gekko gecko* (Reptilia: Gekkonidae). *Journal of Zoology London* 176: 437–476.
- Russell, A.P. 1986. The structure, development and evolution of reptiles. *Copeia* 1986: 841–844.
- Russell, A.P. 2002. Integrative functional morphology of the gekkotan adhesive system (reptilia: gekkota). *Integrative and Comparative Biology*. 42: 1154–1163.
- Russell, A.P., Bauer, A.M. 1988. Paraphalangeal elements of gekkonid lizards: a comparative survey. *Journal of Morphology* 197: 221–240.
- Russell, A.P., Bauer AM. 1989. Hypertrophied phalangeal epiphyses in the gekkonid lizard genus *Phelsuma*: a unique aid to adhesion. *Annales de la Societe royale Zoologique de Belgique* 119: 1–72.
- Russell, A.P., Bauer, A.M. 2008. The Appendicular Locomotor Apparatus of *Sphenodon* and normal-limbed squamates. In: Gans, C., Gaunt, A.S., Adler, K. (Eds): *Biology of Reptilia*, vol. 21. The Skull and Appendicular Locomotor Apparatus of Lepidosauria, pp. 1–465. Society for the Study of Reptiles and Amphibians, Contributions to Herpetology 24, Ithaca, New York.
- Russell, A.P., Bauer, A.M., Laroia, R. 1997. Morphological correlates of the secondarily symmetrical pes of gekkotan lizards. *Journal of Zoology* 241: 767–790.
- Russell, A.P. 1975. A contribution to the functional analysis of the foot of the tokay, *Gekko gecko* (Reptilia: Gekkonidae). *Journal of Zoology* 176: 437–476.
- Russell, A.P., Oetelaar, G.S. 2016. Limb and digit orientation during vertical clinging in Bibron's gecko, *Chondrodactylus bibronii* (A. Smith, 1846) and its bearing on the adhesive capabilities of geckos. *Acta Zoologica* 97: 345–360.
- Ruta, M., Botha-Brink, J., Mitchell, S. A. and Benton, M.J. 2013. The radiation of cynodonts and the ground plan of mammalian morphological diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280.
- Sahney, S., Benton, M. 2008. Recovery from the most profound mass extinction of all time Recovery from the most profound mass extinction of all time. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 759–765.

- Salesa, M.J., Antón, M., Peigné, S., Morales J. 2006. Evidence of a false thumb in a fossil carnivore clarifies the evolution of pandas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 379–382.
- Salton, J.A., Sargis, E. J. 2008. Evolutionary morphology of the Tenrecoidea (Mammalia) carpal complex. *Biological Journal of the Linnean Society*: 267–288.
- Sargis, E.J. 2001. The grasping behavior, locomotion and substrate use of the tree shrews *Tupaia minor* and *T. tana* (Mammalia, Scandentia). *Journal of Zoology* 253: 485–490.
- Sarin, V.K., Erickson, G.M., Giori, N.J. 1999. Coincident development of sesamoid bones and clues to their evolution. *Anatomical Record (New Anatomist)* 257: 174–180.
- Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Lonair, M., Pietzch, T., Preibisch, S., Rueden, C., Saalfeld, S., Schmid, B., Tinevez, J–Y., White, D.J., Hartenstein, V., Eliceiri, K., Tomancak, P., Cardona, A. 2012. Fiji: An open-source platform for biological-image analysis. *Nature Methods* 9: 676–682.
- Schlesinger, G. 1919. *Der Mechanische Aufbau der Kunstlichen Glieder. Ersatzglieder und Arbeitshilfen*, part II. Springer.
- Shapiro, M.D., Hanken, J., Rosenthal, N. 2003. Developmental basis of evolutionary digit loss in the Australian lizard *Hemiergis*. *Journal of Experimental Zoology*. 297: 48–56.
- Shapiro, M.D., Shubin, N.H., Downs, J.P. 2007. Limb diversity and digit reduction in reptilian evolution, pp 225–244 in B. K. Hall (Ed.), *Fins into limbs: evolution, development and transformation*. University of Chicago Press. Chicago.
- Sheil, C.A., Alamillo, H. 2005. Osteology and skeletal development of *Phyllomedusa vailanti* (Anura: Hylidae: Phyllomedusinae) and a comparison of this arboreal species with a terrestrial member of the genus. *Journal of Morphology* 265(3): 343–368.
- Shubin, N.H., Alberch, P. 1986. A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb. *Evolutionary Biology* 20: 319–387.
- Shubin, N.H., Daeschler, E.B., Jenkins, F.A.Jr. 2006. The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb. *Nature* 440: 764–771.
- Shubin, N., Tabin, C., Carroll, S. 1997. Fossils, genes and the evolution of animal limbs. *Nature* 338: 639–648.
- Shubin, N., Tabin, C., Carroll, S. 2009. Deep homology and the origins of evolutionary novelty. *Nature* 457: 818–23.
- Sidor, C.A., Hopson, J.A. 1998. Ghost lineages and “mammalness”: assessing the temporal pattern of character acquisition in the Synapsida. *Paleobiology* 24: 254–273.

- Sigogneau, D. 1963. Note sur une nouvelle espece de Scaloposauridae. *Palaeontologia Africana* 8: 13–37.
- Sigurdson, T., Huttenlocker, A.K., Modesto, S.P., Rowe, T. Damiani, R.J. 2012. Reassessment of the morphology and paleobiology of the therocephalian *Tetracynodon darti* (Therapsida), and the phylogenetic relationships of Baurioidea. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 1113–1134
- Simões, T.R., Caldwell, M.W., Nydam, R.L., Jiménez–Huidobro, P. 2016. Osteology, phylogeny, and functional morphology of two Jurassic lizard species and the early evolution of scansoriality in geckoes. *Zoological Journal of the Linnean Society*.
- Simons, A.M. The continuity of microevolution and macroevolution. 2002. *Journal of Evolutionary Biology*. 15: 688–701.
- Sinervo, B., Mendez de la Cruz, F., Miles, D.B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagran Santa Cruz, M., Lara Resendiz, R., Martinez–Mendez, N., Calderon Espinosa, M.L., Meza Lazaro, R.N., Gadsden, H., Avila, L.J., Morando, M., De la Riva, I.J., Victoriano Sepulveda, P. Rocha CF, Ibarguengoytia, N., Aguilar Puntriano, C., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen T.A., Chapple, D.G., Bauer AM, Branch WR, Clobert J, Sites JW, Jr. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328: 894–899.
- Skinner, A., F. Hugall, A., Hutchinson, M. 2011. *Lygosomine phylogeny and the origins of Australian scincid lizards*. *Journal of Biogeography* 38: 1044–1058.
- Smith, R.M.H., Botha, J. 2005. The recovery of terrestrial vertebrate diversity in the South African Karoo Basin after the end–Permian extinction. *Comptes Rendus Palevol* 4: 623–636.
- Smith, R.M.H., Botha–Brink, J. 2014. Anatomy of a mass extinction: sedimentological and taphonomic evidence for drought–induced die–offs at the Permo–Triassic boundary in the main Karoo Basin, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 396: 99–118.
- Stephenson, N.G. 1960. The comparative osteology of Australian geckos and its bearing on their morphological status. *Zoological Journal of the Linnean Societ.* 44: 278–299.
- Stokely, P.S. 1950. The occurrence of an intermedium in Lizards. *American Midland Naturalist* 43: 179–182.
- Suárez Cortés, E.J. 2011. *Stenocercus trachycephalus* (Duméril, 1851) (Squamata: Sauria: Tropiduridae) in a Disturbed Area in Villa de Leyva, Boyacá. *Herpetology Notes* 4: 391–393.
- Sun, Y., M. M. Joachimski, P. B. Wignall, C. Yan, Y. Chen, H. Jiang, L. Wang, and X. Lai. 2012. Lethally hot temperatures during the Early Triassic greenhouse. *Science* 338:366–370
- Sussman, R.L. 1979. Comparative and functional morphology of hominoid fingers. *American Journal of Physical Anthropology* 50: 215–36.

- Sussman, R.W., Raven, P. 1978. Pollination by lemurs and marsupials: an archaic coevolutionary system. *Science* 200: 731–736.
- Sussman, R.W. 1991. Primate origins and the evolution of angiosperms. *American Journal of Primatology* 23: 209–223.
- Sustaita, D., Pouydebat, E., Manzano, A., Abdala V, Hertel F, Herrel A. 2013. Getting a grip on tetrapod grasping: form, function, and evolution. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 88(2): 380–405.
- Tabin, C. J. 1992. Why we have (only) five fingers per hand: Hox genes and the evolution of paired limbs. *Development* 116: 289–296.
- Thorington, R.W., Darrow, K. 2000. Anatomy of the squirrel wrist: bones, ligaments, and muscles. *Journal of Morphology* 246(2): 85–102.
- Tocheri, M.W, Orr, C.M, Jacofsky, M.C., Marzke, M.W. 2008. The evolutionary history of the hominin hand since the last common ancestor of *Pan* and *Homo*. *Journal of Anatomy* 212: 544–562.
- Toro, E., Herrel, A., Irschick, D. 2004. The evolution of jumping performance in Caribbean Anolis lizards: solutions to biomechanical trade-offs. *The American naturalist*, 163(6): 844–56.
- Torres Carvajal, O., Venegas, P.J., Lobos, S.E., Mafla Endara, P., Nunes, P.M.S. 2014. A new species of *Pholidobolus* (Squamata: Gymnophthalmidae) from the Andes of southern Ecuador. *Amphibian and Reptile Conservation* 8(1): 76–88.
- Toussaint, L., Meugnot A. 2013. Short-term limb immobilization affects cognitive motor processes: Learning, Memory, and Cognition. *Journal of Experimental Psychology* 39: 623–632.
- Townsend, T., Mulcahy, D.G., Noonan, B.P., Sites, J.W., Jr., Kuczynski, C.A., Wiens, J.J., Reeder, T.W. 2011. Phylogeny of iguanian lizards inferred from 29 nuclear loci, and a comparison of concatenated and species-tree approaches from an ancient, rapid radiation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61: 363–380.
- Tulli, M.J., Carrizo, L.V., Samuels, J. X. 2016. Morphological variation of the forelimb and claw in Neotropical sigmodontine rodents (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalian Evolution*. 23: 81–91.
- Tulli, M.J., Cruz FB, Herrel A, Vanhooydonck B, Abdala, A. 2009. The Interplay between claw morphology and microhabitat use in neotropical iguanian lizards. *Zoology* 112(5): 379–392.
- Uetz, P. 2017. The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org/>.
- Van der Klaauw, C. J. 1948. Ecological studies and reviews. IV. Ecological Morphology. En *Bibliographia Biotheoretica*, 4(2): 23–111.

- Vanhooydonck, B. and Irschick, D. 2002. Is evolution predictable? Evolutionary relationships of divergence in ecology, performance and morphology in Old and New World lizard radiations. In: Aerts P, Daout K, Herrel A, Van Damme R, eds. Topics in functional and ecological vertebrate morphology. Maastricht: Shaker Publishing: 191–204.
- Vanzolini, P.E. 1968. Geography of the South American Gekkonidae (Sauria). *Arq Zool S Paulo* 17: 85–112.
- Vickaryous, M.K., Olson, W.M. 2007. Sesamoids and ossicles in the appendicular skeleton. In: Hall, B. K. (Ed.): Fins and Limbs: Evolution, Development and Transformation, pp. 323–341. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Vitt, L.J., Caldwell, J.P. 2001. Herpetology. An introductory biology of amphibians and reptiles. Second Edition. Academic Press, San Diego.
- Vitt, L.J., Caldwell, J.P. 2014. Amphibians and Reptiles Herpetology Fourth Edition.
- Vitt, L.J., Pianka, E.R., 1994. Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives. Princeton.
- Vitt, L.J., Pianka, E.R., Cooper, W.E., Schwenk, K. 2003. History and the global ecology of squamate reptiles. *American Naturalist* 162: 44–60.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Cassini, G.H., Toledo, N. 2016. Forma Y Función En Paleobiología De Vertebrados. Edulp, 268 p.
- Wagner, G.P., Vargas, A.O. 2008. On the nature of thumbs. *Genome Biology* 9: 5–7.
- Wagner, G.P., Pavlicev, M. and Cheverud, J. 2007. The road to modularity. *Nature Reviews Genetics* 8: 921–931.
- Wallace A. 2010. Evolution: a developmental approach. Hoboken: Wiley–Blackwell.
- Warheit, K.I., Forman, J.D., Losos, J.B., Miles, D.B., 1999. Morphological diversification and adaptive radiation: a comparison of two diverse lizard clades. *Evolution* 53: 1226–1234.
- Wassersurg, R.J. 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates. *Stain Technology* 51: 131–134.
- Watson, D.M.S. 1931. On the skeleton of a bauriamorph reptile. *Proceedings of the Zoological Society of London* 101: 1163–1205.
- Weisbecker, V., Warton, D. I. 2006 Evidence at hand: diversity, functional implications, and locomotor prediction in intrinsic hand proportions of diprotodontian marsupials. *Journal of Morphology* 267: 1469–1485.
- Weisbecker, V., Sánchez–Villagra, M. 2006. Carpal evolution in diprotodontian marsupials. *Zoological Journal of the Linnean Society* 146: 369–384.

- Wellborn, V. 1933. Vergleichende osteologische Untersuchungen an Geckoniden, Eublephariden und Uroplatiden. Sitzungsber. Ges. nat. Freunde, Berlin 1933: 126–199.
- Whishaw, I.Q. and Pellis, S.M. 1990. The structure of the skilled forelimb reaching in the rat: aproximally driven movement with a single distal rotatory componete. Behavioural Brain Research 41: 49–59.
- Whiting, A.S., Bauer, A.M., Sites, J. 2003. Phylogenetic relationships and limb loss in sub-Saharan African scincine lizards (Squamata: Scincidae). Molecular Phylogenetics and Evolution. 29: 582–598.
- Wiens, J.J. and Slingluff, J.L. 2001. How lizards turn into snakes: a phylogenetic analysis of body-form evolution in anguid lizards. Evolution 55: 2303–2318.
- Wiens, J.J., Hutter, C.R., Mulcahy, D.G., Noonan, B.P., Townsend, T.M., Site, J., Reeder, T.W. 2012. Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. Biology letters 61: 363–380.
- Williams, E.E., J.A. Peterson. 1982. Convergent and alternative designs in the digital adhesive pads of scincid lizards. Science 215:1509-1511.
- Wilms, T.M, Böhme W, Wagner P, Lutzmann N, Schmitz A. 2007. On the phylogeny and taxonomy of the genus *Uromastix* Merrem, 1820 (Reptilia: Squamata: Agamidae: Uromastycinae) resurrection of the genus saara gray, 1845. Bonner Zoologische Beitrage 56(1/2): 55–99.
- Wolff, R.G. 1991. Functional chordate anatomy. D.C. Heath and Company, Lexington, Massachusetts, 1, 752 p.
- Zaaf, A., Van Damme, R. 2001. Limb proportions in climbing and ground-dwelling geckos (Lepidosauria, Gekkonidae): A phylogenetically informed analysis. Zoomorphology 121: 45–53.
- Zani, P.A. 2000. The comparative evolution of lizard claw and toe morphology and clinging performance. Journal of Evolutionary Biology 13: 316–325.
- Zatsiorsky, V. 1998. Kinematics of Human Movement. Human Kinetics, 419 p.
- Zhuang, M.V., Higham, T.E., 2016. Arboreal Day Geckos (*Phelsuma madagascariensis*) Differentially Modulate Fore and Hind Limb Kinematics in Response to Changes in Habitat Structure. Plos One, 11(5), p.e0153520.